SOMMAIRE

M. Descamps & D. Wintrebert : Quelques remarques et recherches préliminaires à propos des critères de maturité sexuelle et de ponte chez les femelles d'Acridiens migrateurs, p. 131. — M. Descamps : Notes sur le comportement, dans les conditions naturelles, des larves solitaires de *Locusta migratoria migratorioides* R. & F. (*Orth. Acrididae*), p. 145. — M. Descamps : Le cycle biologique de *Gastrimargus nigericus* UV. (*Orth. Acrididae*) dans la vallée du Bani (Mali), p. 187.

QUELQUES REMARQUES ET RECHERCHES PRÉLIMINAIRES A PROPOS DES CRITÈRES DE MATURITÉ SEXUELLE ET DE PONTE CHEZ LES FEMELLES D'ACRIDIENS MIGRATEURS

PAR

M. Descamps et D. Wintrebert

Introduction

Dans l'étude des populations acridiennes sur le terrain, l'écologiste est amené à se poser, au sujet de tout ailé capturé, deux questions primordiales :

1° Quel est son degré de maturité sexuelle?

2° Est-il autochtone ou vient-il d'ailleurs?

Les deux phénomènes de maturation sexuelle et de déplacement peuvent être liés de différentes manières et s'équilibrer l'un l'autre en quelque sorte. Dans bien des cas, il semble en effet que la migration soit nécessaire à la maturation, les sauterelles — les femelles en particulier — quittant des régions où elles ne pourraient pas mûrir leurs gonades (Uvarov, 1957; Davey, 1959). En d'autres cas — déplacements des solitaires au cours de la saison des pluies — la migration semble correspondre à un certain état physiologique de la femelle, sans intervention décelable de conditions défavorables au maintien sur place de l'espèce (Descamps, 1961 *a*). On peut penser que le vol, grâce à l'activation du métabolisme qu'il entraîne (Krogh et Weis-

Revue de Pathologie végétale et d'Entomologie agricole de France
T. XL – N° 3 – JUILLET-SEPTEMBRE 1961

Fogh, 1951), joue peut-être un rôle de déclencheur de maturation sexuelle des femelles dans la nature. Highnam (1961) obtient une accélération du développement des ovocytes 1, en soumettant des femelles vierges de *Schistocerca gregaria* forsk. à une activité forcée (épreuve du cylindre rotatif)... Par ailleurs, on peut se demander si les longs déplacements ne sont pas susceptibles d'intensifier et de multiplier le processus normal de dégénérescence d'une partie des ovocytes dans les ovaires. On sait déjà que les grégaires sont moins fécondes que les solitaires (Norris, 1950; Albrecht, Verdier et Blackith, 1958, 1959).

La présente note a pour but d'apporter, s'il se peut, des éléments d'éclaircissement de ces questions à partir de quelques références, observations et expérimentations concernant la maturité sexuelle des femelles et la signification des formations pigmentées des bases ovariolaires.

Maturité sexuelle

Stades de maturité sexuelle.

Au simple examen externe, la présence d'un dépôt de matière spumeuse collée aux valves de l'oviscapte de la femelle est déjà une preuve suffisante de la survenue d'une ponte. Mais elle ne peut servir à différencier à coup sûr deux catégories de femelles car selon Remaudière (communication personnelle) si le dépôt spumeux est précieux pour le diagnostic positif de ponte, son absence n'est pas significative. Albrecht (communication personnelle) pense d'ailleurs que, chez *Nomadacris*, le dépôt disparaît en deux jours dans la nature et qu'il est parfois difficile à retrouver quelques heures après la ponte en élevage.

Par l'examen des ovaires, on est en droit d'obtenir des renseignements plus précis et il semble pratique d'utiliser la nomenclature de Phipps (1949) qui, chez *Locusta migratoria migratorioides* r. & f. distingue quatre stades de maturation ovarienne :

Stade I : « Immature » ou non sexuellement mûre.
Ovocyte 1 (ou ovocyte basal) de 0,3 à 1 mm de long, non vitellin.

Stade II : « Préreproductive ».
Ovocyte 1, jaune, de 1,3 à 2,5 mm de long.

Stade III : « Reproductive ».
Ovocyte de 3,0 à 7,0 mm de long. Oviducte plein de sécrétion.

Stade IV : Postovulatoire. On se trouve en présence :
— soit d'ovules encore dans l'oviducte,

— soit d'un ovaire débarrassé de la première série d'œufs et où les ovocytes II ont déjà de 2,3 à 7 mm de long. « Le stade IV est alors reconnu, écrit PHIPPS, par la présence de *corpora lutea.* »

CORPORA LUTEA.

Le terme de *corpora lutea* ou corps jaunes — employé abusivement, semble-t-il, par analogie bien lointaine avec ce qui se passe chez les Mammifères — désigne des corps dégénératifs de 0,2 à 0,4 mm de long situés au niveau du bouchon cellulaire de la base ou extrémité proximale des ovarioles et résultant de la dégénérescence caryolytique des cellules folliculaires après ovulation. Les corps jaunes peuvent être ou non chargés d'un pigment jaune ou jaune orange (SNODGRASS, 1935; IMMS, RICHARDS et DAVIES, 1957).

D'après SINGH (1958), les *corpora lutea* normaux sont incolores et la coloration des coupes longitudinales des bases ovariolaires par l'hématoxyline au fer lui permet d'en compter jusqu'à trois successifs plus ou moins organisés autour d'une petite lumière centrale.

Chez des femelles capturées dans la nature, on pourrait donc obtenir quelques renseignements sur le nombre de leurs pontes par l'analyse histologique de leurs *corpora lutea.*

DÉPOTS PIGMENTAIRES DES BASES OVARIOLAIRES.

On remarque souvent à la base des ovarioles, donc au niveau même où se forment les *corpora lutea,* des dépôts d'un pigment jaune orange, orange ou rouge orange. Ces dépôts pigmentaires — la plupart du temps confondus avec les *corpora lutea* (PHIPPS, 1949; CHAUVIN, 1956) dont le nom est décidément fort mal choisi et doublement ambigu — n'indiquent nullement l'ovulation, comme on le croit habituellement, mais la dégénérescence d'un ovocyte.

EXISTENCE DU PIGMENT AVANT L'OVULATION.

Dès 1949, PHIPPS signale qu'on peut trouver des dépôts pigmentaires rouges liés à la dégénérescence des ovocytes chez des femelles n'ayant pas pondu; il pense qu'il est probablement impossible de classer une sauterelle dans le stade IV avec une absolue certitude par l'inspection des ovaires mais que, vu la rareté de la dégénérescence des œufs, le pourcentage d'erreurs ne doit pas être important sur un échantillonnage nombreux...

Au Mali, en 1957, DESCAMPS (1961) constate l'existence d'amas pigmentaires orange à la base des ovarioles chez de jeunes femelles de *Locusta migratoria migratorioides* R. & F. capturées sur le terrain, n'ayant vraisemblablement pas pondu et ne présentant pas de dépôt muqueux sur les valves de l'oviscapte (voir *supra* discussion sur la valeur de ce critère).

En laboratoire, Maud J. Norris (1954) constate le même phénomène et s'interroge sur sa signification chez des femelles de *Schistocerca gregaria* forsk. âgées de 5 à 7 semaines, privées de mâles et n'ayant pas pondu.

Au laboratoire de Défense des cultures à Nogent-sur-Marne, une jeune femelle de *Locusta migratoria capito* sauss. mise en bocal d'élevage le 11 avril 1961 (température 31 °C, humidité relative 70 à 80 %) meurt le 20 avril 1961, 10 jours après la mue imaginale sans avoir déposé de ponte. L'examen des ovaires montre l'existence dans les ovarioles d'une part d'ovocytes au stade III de Phipps en train de dégénérer, d'autre part, par endroits, de petits amas de pigment orange au niveau du massif cellulaire du bouchon ou pédicule de la base ovariolaire. Des aspects transitionnels en grandeur et en intensité de coloration sont observés entre l'ovocyte I uniformément coloré en jaune et l'amas de pigment orange : on peut distinguer en effet (fig. 1) cinq types d'ovarioles :

(1) : Ovocyte I uniformément coloré en jaune;

(2) : Ovocyte I en voie de dégénérescence : le pigment jaune est plus foncé et occupe la partie basale de l'ovocyte;

(3) : Ovocyte I rétracté et fortement chargé de pigment;

(4) : Dépôt pigmenté orange au niveau du pédicule de l'ovariole. La base de l'ovariole paraît alors comme boursouflée et de plus grand diamètre que les autres;

(5) : Ovocyte I incolore.

Tout semble donc se passer comme s'il y avait au cours de la dégénérescence résorption de la masse vitelline sans résorption du pigment qui se concentre et se tasse à l'extrémité proximale des ovarioles, peut-être poussé par le développement de l'ovocyte II et la chaîne des autres ovocytes. Dans un cas (fig. 1 : [4 *bis*]), l'amas pigmenté occupe une position aberrante assez éloignée de la base ovariolaire, peut-être par suite d'un arrêt du développement des ovocytes distaux.

Rapport entre le nombre d'œufs pondus et le nombre d'ovarioles a base non pigmentée

Singh (1958) classe les ovarioles après ponte en quatre catégories :

1° Ovarioles ayant ovulé normales à *corpus luteum* blanc.

2° Ovarioles ayant ovulé subnormales à *corpus luteum* jaune orange.

3° Ovarioles partiellement dégénérées à pigments basaux sphériques ou en couronne.

4° Ovarioles complètement dégénérées présentant également des pigments à leur base.

Examinant des femelles de *Locusta migratoria migratorioides* R. & F. 1 à 4 jours après la première ponte, il compte d'une part le nombre d'œufs dans l'oothèque, d'autre part le nombre d'ovarioles, le nombre d'ovarioles à base pigmentée et le nombre de *corpora lutea* (la plupart incolores). Il trouve chez 12 femelles examinées :

— Nombre d'œufs = nombre de *corpora lutea ;*

— Nombre d'œufs = nombre d'ovarioles — nombre d'ovarioles à base pigmentée.

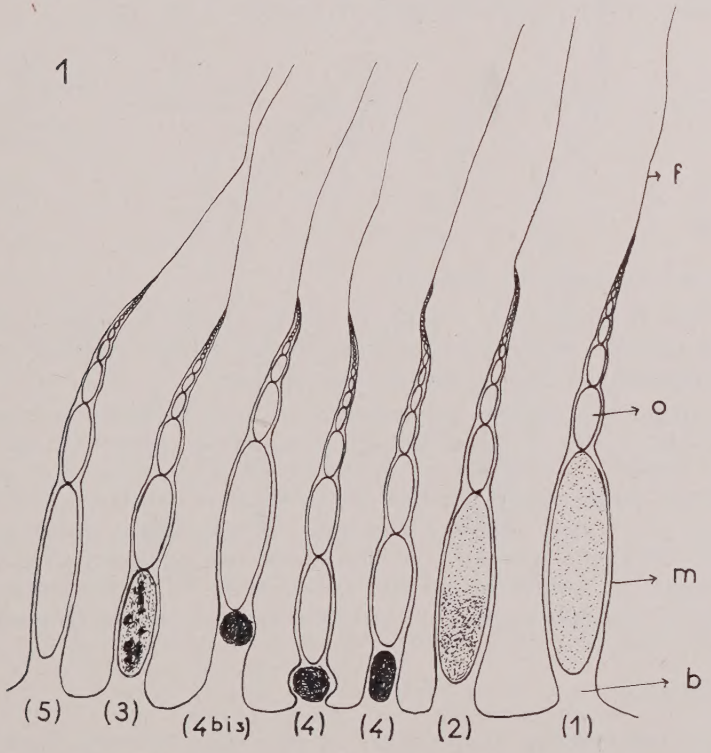


FIG. 1

Types d'ovarioles de la femelle nº 1 morte avant ponte :
b = Bouchon cellulaire de la base.
m = Membrane ovariolaire.
o = File d'ovocytes.
f = Filum terminale.

Nous avons repris la même expérience chez *Locusta migratoria capito* SAUSS. mais nous ne sommes pas parvenus à une aussi grande précision que celle de SINGH.

Expérience I. — Femelles en bocaux d'élevage de 2 l sur sable humide. Température : 31 °C; humidité relative : 70 à 80 %; nourriture : graminées diverses : *Poa pratensis*, *Dactylis glomerata*, *Holcus lanatus*.

On voit qu'on trouve à chaque fois un nombre d'œufs inférieur de quelques unités au nombre prévu par le décompte des ovarioles. Cette différence peut être due à des erreurs d'interprétation : des ovarioles non fonctionnelles et sans base pigmentée (fig. 1 : [5]) ont pu être classées comme ayant ovulé bien que Singh ne signale pas l'existence d'une pareille catégorie d'ovarioles (voir *supra*).

I NUMÉRO DES FEMELLES	II NOMBRE D'OVARIOLES	III NOMBRE D'OVARIOLES A BASE PIGMENTÉE	IV NOMBRE D'ŒUFS DANS L'OOTHÈQUE	IV DIFFÉRENCE II-III = nombre ovarioles à base non pigmentée
2	113	50	57	63
3	113	76	31	37
4	90	13	72	77
5	81	39	35	42

Nature chimique du pigment.

Pour B. P. Uvarov (1948), Goodwin (1952), le pigment rouge orangé trouvé à la base des ovarioles de *Schistocerca gregaria* forsk. est probablement un caroténoïde (β carotène).

Suivant la technique préconisée par Chauvin (1956), nous avons pu constater chez *Locusta migratoria capito* sauss. que le pigment rouge orangé en question se dissolvait en jaune dans une goutte d'acétone. Repris par le sulfure de carbone, il développe une belle couleur vieux rose. Après évaporation et adjonction d'une goutte d'acide sulfurique concentré, on voit apparaître une coloration bleue. Cette réaction caractéristique des caroténoïdes est moins nette avec le vitellus des œufs pondus et avec les corps gras qui enveloppent les ovaires.

Conclusions.

Les observations anatomiques et chimiques semblent converger et indiquer que le pigment jaune réparti dans le vitellus de l'ovocyte qui dégénère n'est pas résorbé avec lui mais persiste, se concentre et forme en définitive le pigment orange de la base ovariolaire. La présence de ce pigment orange n'indique pas l'ovulation, car des bêtes qui n'ont pas pondu peuvent le présenter, tandis que des bêtes ayant pondu peuvent en être dépourvues (si aucun ovocyte n'a dégénéré). Cependant que certains auteurs donnent aux « points rouges » une valeur phasique (Roonwall, 1945) voire hormonale (de Lerma, 1951; Chauvin, 1956), la plupart des écologistes, à la suite de Vel'tischev (1941) et de Phipps (1949) les ont utilisés comme critères

de ponte au cours de leurs études de maturité sexuelle sur le terrain (Remaudière, 1954; Wintrebert, 1955; Albrecht, 1956; Davey,

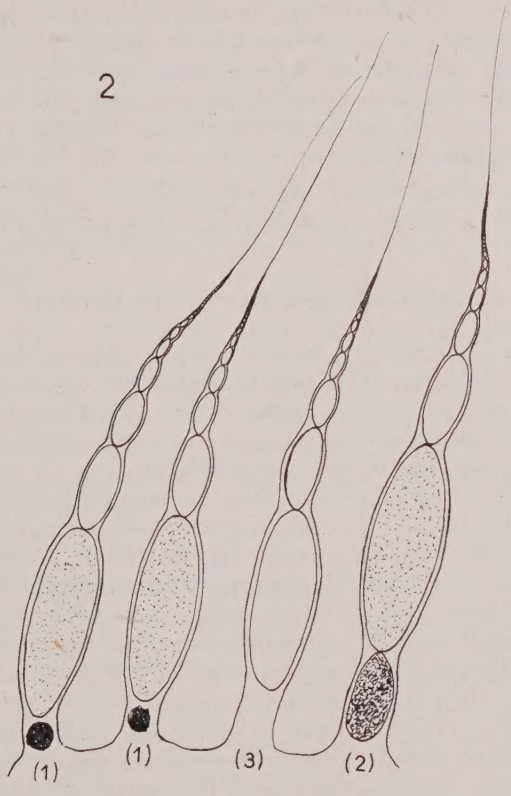


Fig. 2

Types d'ovarioles de la femelle nº 3, 24 heures après ponte :
(1) = Pigments basaux.
(2) = Ovocyte 1 en dégénérescence.
(3) = Ovariole ayant ovulé. Ovocyte 2 incolore.

1959; Popov, 1959; Merton, 1959; Descamps, 1961). Se sont-ils trompés? On peut penser que le pourcentage d'erreurs n'a pas été très important pour les raisons suivantes :

a) La plupart d'entre eux ont utilisé à la fois les deux critères : points rouges et dépôts muqueux sur les valves de l'oviscapte.

b) Pour qu'on puisse constater la présence de points rouges ovariolaires il faut, si notre hypothèse se vérifie, que soient intervenues, dans certains ovocytes, vitellogénèse puis dégénérescence. En général, ce processus est concomitant d'une ovogénèse normale dans des

ovarioles adjacents : pendant que les points rouges se forment, les ovocytes normaux ont le temps, en général, d'ovuler.

c) Il semble toujours y avoir, même en conditions s'approchant de l'optimum, quelques ovocytes qui dégénèrent, donc quelques points rouges. Faute de mieux, on peut donc continuer de s'aider de l'examen des bases ovariolaires pour le classement des femelles dans le stade IV de Phipps, tout en retenant qu'une dégénérescence massive des ovocytes sans rapport avec la ponte est possible et que les seuls critères de certitude sont :

1° Présence des ovules dans les oviductes;

2° Dépôt spumeux sur les valves de l'oviscapte.

Causes de dégénérescence de l'ovocyte

Si le point rouge prend la signification : dégénérescence de l'ovocyte, il ouvre un nouveau champ de recherches car on peut envisager toutes sortes de facteurs de dégénérescence : souffrance physiologique, maladies, parasitisme, nourriture non adéquate, conditions climatiques défavorables, épuisement, non-accouplement, etc.

Singh (1958) constate que dans de bonnes conditions d'élevage le nombre d'ovocytes qui dégénèrent, donc d'amas pigmentaires basaux est faible. Mais en privant une femelle de nourriture après la première ponte, il obtient la pigmentation de toutes les bases ovariolaires.

Par des expériences de vol prolongé, nous avons essayé d'obtenir une pigmentation des bases ovariolaires avant la première ponte.

Weis-Fogh (1948) a décrit les poils sensitifs du front et du vertex qui constituent chez les sauterelles un organe sensible aux mouvements de l'air ambiant. Pour obtenir le vol, il faut non seulement priver les tarses de tout contact avec un support en suspendant les insectes (Chauvin, 1956), mais encore exciter l'organe de Weis-Fogh. Krogh et Weis-Fogh (1952) décrivent les appareils susceptibles d'entraîner un vol soutenu, en particulier une soufflerie tubaire et un manège à sauterelles. Nos essais de mise à vol semblent indiquer que pour obtenir un vol soutenu quatre conditions doivent être réunies :

1° Suspension par le pronotum.

2° Courant d'air envoyé sur l'organe de Weis-Fogh.

3° Variation d'intensité et de direction du courant d'air.

4° État physiologique favorable de l'insecte.

En pratique, les trois premières conditions sont facilement réalisées par l'action d'un ventilateur sur une sauterelle suspendue à un support mobile : collage du pronotum à un petit bouchon de liège sculpté en toit et accroché au plafond par un fil. Dans ces conditions, nous constatons que la plupart des femelles volent bien et longtemps en cercle, sur place ou en parcourant des courbes plus ou moins com-

plexes. Toutefois, certaines femelles semblent s'épuiser très rapidement et posent leurs tarses sur leurs ailes plus ou moins pendantes ou repliées. KROGH et WEIS-FOGH (1952) coupent les deux paires de pattes antérieures au niveau des fémurs : nous n'avons pas obtenu d'amélioration du vol par semblables mutilations. Nous avons donc émis l'hypothèse que le réflexe du vol n'était soutenu qu'en fonction d'un certain état physiologique de la femelle qui reste à préciser. Ceci rejoindrait bien les observations sur le terrain de DAVEY (1959) et DESCAMPS (1961; 1961 *a*). Ces auteurs, par des marquages, par l'analyse du pourcentage des sexes et celle du développement du tissu adipeux ont pu établir que les femelles de *Locusta* quittaient leurs stations à un âge bien déterminé, le plus souvent 12 à 15 jours après la mue imaginale.

Dans nos expériences, les femelles sont suspendues pendant 8 heures environ ou deux fois 8 heures (2 jours de suite), mais ne volent effectivement que pendant une partie de ce temps. Il faut tenir compte du fait que les bêtes en expérience sont soumises pendant le vol à un jeûne forcé. De plus, certaines femelles ont été maintenues sans nourriture même après le vol ou entre deux vols successifs. Les témoins sont soumis au même temps de jeûne que les bêtes en expérience, mais ne volent pas.

Expérience n° 2.

1° *Locusta migratoria capito* SAUSS.

NUMÉRO DE LA FEMELLE	AGE DE MISE A VOL	AGE A LA DISSECTION	DURÉE DU VOL EFFECTIF	DURÉE DU JEUNE	STADE OVARIO-LAIRE (PHIPPS)	% D'OVOCYTES DÉGÉNÉRÉS	Témoins
2	7 j	8 j	1 h	8 h	II	0	0
4	8 et 9 j	10 j	2 h + 3 h	8 h + 7 h	II	0	0
4 *bis*	9 j	13 j	2 h	27 h	III	65 %	pas de T
9	10 j	14 j	5 h	24 h	III	46 %	pas de T
7	13 et 14 j	15 j	2 h + 3 h	8 h + 9 h	III	11 %	42 % (stade IV)
6	14 et 15 j	16 j	2 h + 2 h	8 h + 8 h	IV	10 %	pas de T

2° *Locusta migratoria migratorioides* R. & F.

NUMÉRO DE LA FEMELLE	AGE DE MISE A VOL	AGE A LA DISSECTION	DURÉE DU VOL EFFECTIF	DURÉE DU JEUNE	STADE OVARIO-LAIRE (PHIPPS)	% D'OVOCYTES DÉGÉNÉRÉS	Témoins
1 *b*	10 j	14 j	5 h	8 h	III	40 %	11 %
2 *b*	11 j	15 j	4 h	8 h	III	33 %	81 %
3 *b*	14 j	16 j	5 h	8 h	III	14 %	13 %

Les résultats de cette expérience ne sont pas très concluants. On arrive sans doute plus facilement à provoquer la dégénérescence des ovocytes par des jeûnes prolongés que par des vols soutenus. En aucun cas on a pu assister à une pigmentation de tous les ovarioles comme l'obtient SINGH en faisant jeûner ses bêtes après la première ponte.

D'autre part, on voit que, pour obtenir une dégénérescence des ovocytes, il faut que la femelle ait atteint le stade III de Phipps. Dans nos conditions d'expérience (température : 31 °C; hygrométrie : 50 à 60 %; éclairement 9 heures par jour, par une lampe élec-

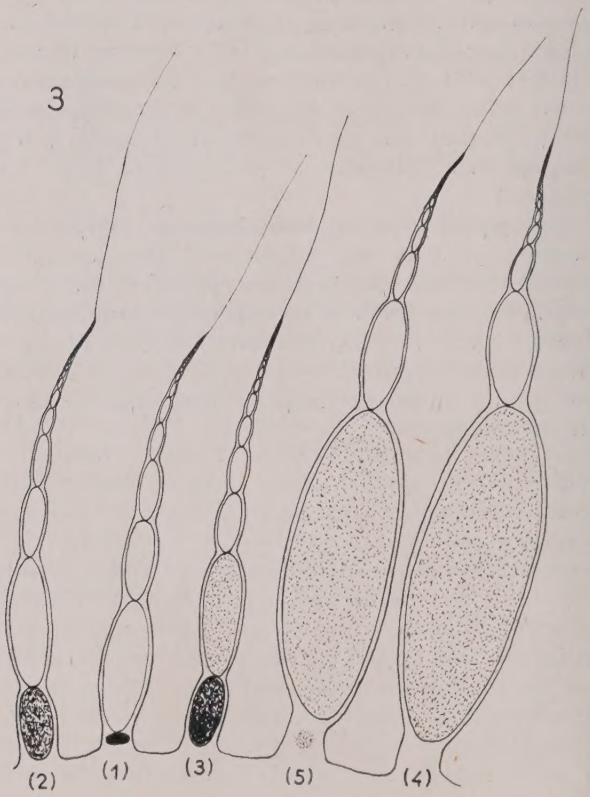


Fig. 3

Types d'ovarioles de stade III quelques jours après l'expérience de vol-jeûne :
(1) = Pigment basal.
(2) = Ovocyte 1 en dégénérescence, très coloré.
(3) = Stade plus avancé de dégénérescence. Ovocyte 2 légèrement jaune.
(4) = Ovocyte 1 normalement développé, jaune clair.
(5) = Ovocyte 1 jaune clair et coloration jaune clair du bouchon cellulaire.

trique de 40 W), ce stade est atteint au-delà du dixième jour après la mue imaginale. Mais certaines femelles, non incluses dans l'expérience n° 2, mises à voler et à jeûner à 11, 12 et 13 jours, n'ont pas atteint, sauf une, le stade III à la dissection et, en tout cas, ne présentent aucune trace de dégénérescence, ni aucune différence avec les témoins.

Ceci a été attribué au fait que ces bêtes, contrairement à leurs congénères de l'expérience 2 ont été maintenues dans une demi-obscurité (cages dépourvues d'éclairage artificiel en local sombre). De même, d'autres femelles âgées respectivement de 10, 11, 12 et 13 jours, mises à voler et à jeûner pendant quelques heures, puis maintenues pendant quelques jours en salle relativement froide (18 à 20 °C) n'ont montré aucune pigmentation ovariolaire, aucune différence sensible avec les témoins, comme si la baisse de température avait momentanément bloqué vitellogénèse et dégénérescence.

Il faut noter enfin que la valeur comparative des témoins est assez relative. Nombreux en effet sont les facteurs d'hétérogénéité de la maturation et de la dégénérescence ovocytaire chez des femelles du même âge élevées dans des conditions semblables : facteurs intrinsèques sans doute les plus importants; facteurs extrinsèques imponderables tels que petites inégalités d'aération, de quantité et de qualité de nourriture, moment de l'accouplement ou des essais d'accouplement, maladies latentes (mycoses en particulier).

Quoiqu'il en soit, nos expériences seront à reprendre et à compléter pour pouvoir être interprétées. On pourrait envisager l'influence de vols et de jeûnes d'une durée plus prolongée et déterminer de façon plus étroite la période où ils doivent intervenir pour provoquer une accentuation nette du processus de dégénérescence des ovocytes.

Remerciements

Qu'il nous soit permis de remercier M. l'inspecteur général de recherches G. Bouriquet qui, ayant su discerner l'intérêt pratique de nos recherches, ne nous a pas ménagé les encouragements, ni la liberté de travailler en son laboratoire.

SUMMARY

For the purpose of showing the precise value of the maturity as well as laying criteriums in use for ecologists, the following note deals with matters concerning maturation also the causes of the ovocytes degeneration of Locusts.

1) The histological formations *corpora lutea* must be very clearly distinguished from the macroscopic red dots of the basis of the ovariols.

— *Corpora lutea*, are remnants of follicle, and they indicate ovulation.

— The red dots represent remains of degenerated ovocytes. They can exist before any ovulation takes place. Their number after the first laying is approximately in relation to the difference between the number of ovariols and of eggs that are laid.

Their chemical nature is carotenoïdian. Hypothesis : their formation is equivalent to a plain concentration of the pigment normally distributed in the vitellus of the ovocyte.

2) Preliminary experimentation is being carried out to bring to light the possible causes of degeneration of the ovocytes before the first laying : in particular long lasting flights, and fasting. It seems that prolonged fasting at the propitions moment results in a high percentage of degeneration of the ovocytes.

BIBLIOGRAPHIE

Albrecht, F. O. — 1956. Limitation des effectifs chez un Acridien : influence de la sécheresse du sol sur les œufs de *Nomadacris septemfasciata* serv. — *Locusta*, Nogent-sur-Marne, 4, 1-21.

Albrecht, F. O., M. Verdier & R. E. Blackith. — 1958. Détermination de la fertilité par l'effet de groupe chez le criquet migrateur *Locusta migratoria migratorioides* r. & f. — *Bull. biol. de la France et de la Belg.*, **92** (4), 349-427.

— 1959. Maternal control of ovariole number in the progeny of Migratory locust. — *Nature*, London, **184**, 103-104.

Chauvin, R. — 1956. Physiologie de l'insecte. — *I.N.R.A.*, Paris, 1 vol., 917 pp.

Davey, J. T. — 1959. The african migratory Locust (*Locusta migratoria migratorioides* r. & f.) in the Central Niger Part II. — The ecology of *Locusta* in the semi arid lands and seasonal movements of populations. — *Locusta*, Nogent-sur-Marne, 7, 180 pp.

De Lerma, B. — 1951. Ricerche istochimiche sui « Corpi lutei » di Ortotteri con l'applicazione del test di Schultz per le sostanze colesteroliche. — *Boll. Zool.*, Torino, **18**, 5-6.

Descamps, M. — 1961. Comportement du criquet migrateur africain (*Locusta migratoria migratorioides* r. & f.) en 1957 dans la partie septentrionale de son aire de grégarisation sur le Niger (région de Niafunké). — *Locusta*, Nogent-sur-Marne, 8, *sous presse*.

— 1962. Étude du comportement du Criquet migrateur africain (*Locusta migratoria migratorioides* r. & f.) en 1959 dans la partie méridionale de son aire de grégarisation sur le Niger (vallée du Bani). — *En préparation*.

Goodwin, T. W. — 1952. The biochemistry of locust pigmentation. — *Biol. Reviews*, **27**, 439-460.

Highnam, M. C. — 1961. Induced changes in the amounts of material in the neurosecretory system of the Desert Locust. — *Nature*, **191**, n° 4784, 199-200.

Imms, A. D. — 1957. A general textbook of Entomology. — Ninth edition revised by Richards A. D. and Davies R. G., *Methuen and Co LTD*, London, 886 pp.

Krogh, A. & T. Weis-Fogh. — 1951. The respiratory exchange of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk.) before, during and after flight. — *Journ. exp. Biol.*, **28**, n° (3), 344-357.

1952. A roundabout for studying sustained flight of locusts. — *Journ. exp. Biol.*, **29** (2), 211-218.

Merton, L. F. H. — 1959. Studies in the Ecology of the Moroccan Locust (*Dociostaurus maroccanus* thunberg). — *Anti-Locust Bull.*, 34, London, 123 pp.

Norris, M. J. — 1950. Reproduction in the African Migratory Locust (*Locusta migratoria migratorioides* r. & f.) in relation to density and phase. — *Anti-Locust Bull.*, 6, 48 pp.

– 1954. Sexual maturation in the Desert Locust with special reference to the effects of grouping. — *Anti-Locust Bull.*, 18, 44 pp.

Phipps, J. — 1949. The maturation of the ovaries and the relation between weight and maturity in *Locusta migratoria migratorioides* r. & f. — *Bull. ent. Res.*, **40**, 539-547.

Popov, G. B. — 1959. Ecological studies on oviposition by *Locusta migratoria migratorioides* r. & f. in its outbreak area in the French Sudan. — *Locusta*, Nogent-sur-Marne, 6, 1-63.

Remaudière, G. — 1954. Étude écologique de *Locusta migratoria migratorioides* r. & f. dans la zone d'inondation du Niger en 1950. — *Locusta*, Nogent-sur-Marne, 2, 248 pp.

Roonwall, M. L. — 1945. Presence of reddish pigment in eggs and ovarioles of the Desert Locust and its probable phase significance. — *Nature*, **156**, 19.

Singh, T. — 1958. Ovulation and corpus luteum formation in *Locusta migratoria migratorioides* r. & f. and *Schistocerca gregaria* forsk. Part. I. — *Trans. Roy. ent. Soc.*, **110**, 1-20.

Snodgrass, R. E. — 1935. Principles of insect morphology. — *Mac Graw. Hill Book Company Inc.*, New York and London, 667 pp.

Uvarov, B. P. — 1948. Recent advances in Acridology. — *Anti-Locust Bull.*, 1, 75 pp. — 1957. The aridity factor in the ecology of Locusts and Grasshoppers of the old world. — *Human and Animal Ecology Reviews of Research*, Paris, UNESCO, 164-198.

Vel'tischev, P. A. — 1941. New data on bio-ecology of the Asiatic locust in the Amu-Daryo delta. — *Priroda*, 1941, 8-81.

Weis-Fogh, T. — 1948. An aerodynamic sense organ in Locusts. — *Proc. eighth intern. Cong. of Ent.*, Stockholm, 584.

Wintrebert, D. — 1955. La ponte et l'éclosion du Criquet nomade *Nomadacris septemfasciata* serv. dans la zone d'inondation du Niger. — *Agron. Trop.*, **10** (5), 610-615.

(*Centre de Défense des cultures de l'Institut de Recherches agronomiques tropicales et des Cultures vivrières, Nogent-sur-Marne.*)

NOTES SUR LE COMPORTEMENT DANS LES CONDITIONS NATURELLES DES LARVES SOLITAIRES DE *LOCUSTA MIGRATORIA MIGRATORIOIDES* R. & F. (*ORTH. ACRIDIDAE*)

PAR

M. DESCAMPS

Introduction

La connaissance du comportement des larves solitaires d'Acridiens migrateurs, dans leur cadre naturel, peut être riche d'enseignements pour la compréhension du processus du grégarisme primitif. Malheureusement, du fait de leur isolement, les insectes solitaires sont d'observation très malaisée. L'étude de leurs réactions aux modifications des diverses conditions d'environnement nécessite d'autre part un temps considérable. Lorsque les populations sont suffisamment étoffées pour permettre la récolte d'échantillons abondants, il est possible d'obtenir quelques enseignements sur l'ampleur et la direction des déplacements par la méthode de marquage et de reprise. Cette condition est loin d'être toujours réalisée pour le Criquet migrateur africain dans les plaines d'inondation du Niger où, du fait de son potentiel de reproduction très élevé, l'espèce peut se maintenir à un niveau numérique très bas tout en demeurant capable de produire des bandes primitives au cours d'un seul cycle annuel. D'autre part, l'emploi de la technique de marquage présente de nombreux inconvénients. Les larves étant récoltées isolément, sur une grande surface, et selon un rythme très lent, il est nécessaire de les stocker pour les transporter au lieu de marquage où elles sont manipulées et relâchées. Il se trouve ainsi constitué sur l'aire d'expérimentation une densité de peuplement, d'insectes physiologiquement choqués, généralement bien supérieure à celle des lieux de récolte. De plus, le pourcentage de reprise est souvent minime et les recherches, toujours difficiles, occasionnent sur la station étudiée de nombreuses perturbations.

REVUE DE PATHOLOGIE VÉGÉTALE
ET D'ENTOMOLOGIE AGRICOLE DE FRANCE
T. XL – N° 3 – JUILLET-SEPTEMBRE 1961

Ce sont autant de causes susceptibles de fausser les résultats et de conduire à une interprétation erronée.

Pour obtenir des données plus proches de la réalité il apparaît donc nécessaire de suivre les insectes individuellement durant des périodes aussi longues que possible. Cette façon de procéder est évidemment très lente et nécessiterait, pour être valable, un très grand nombre de répétitions. C'est un travail très pénible en pays tropical, il requiert une attention continue, dans des attitudes incommodes avec impossibilité de faire aucun mouvement. Bien souvent l'insecte suivi est perturbé, se perd dans la végétation, les observations doivent être interrompues en raison de l'approche d'une tornade et tout est à reprendre. Les difficultés rencontrées pour la formation d'un personnel indigène, généralement dévoué mais manquant de minutie, sont également très grandes.

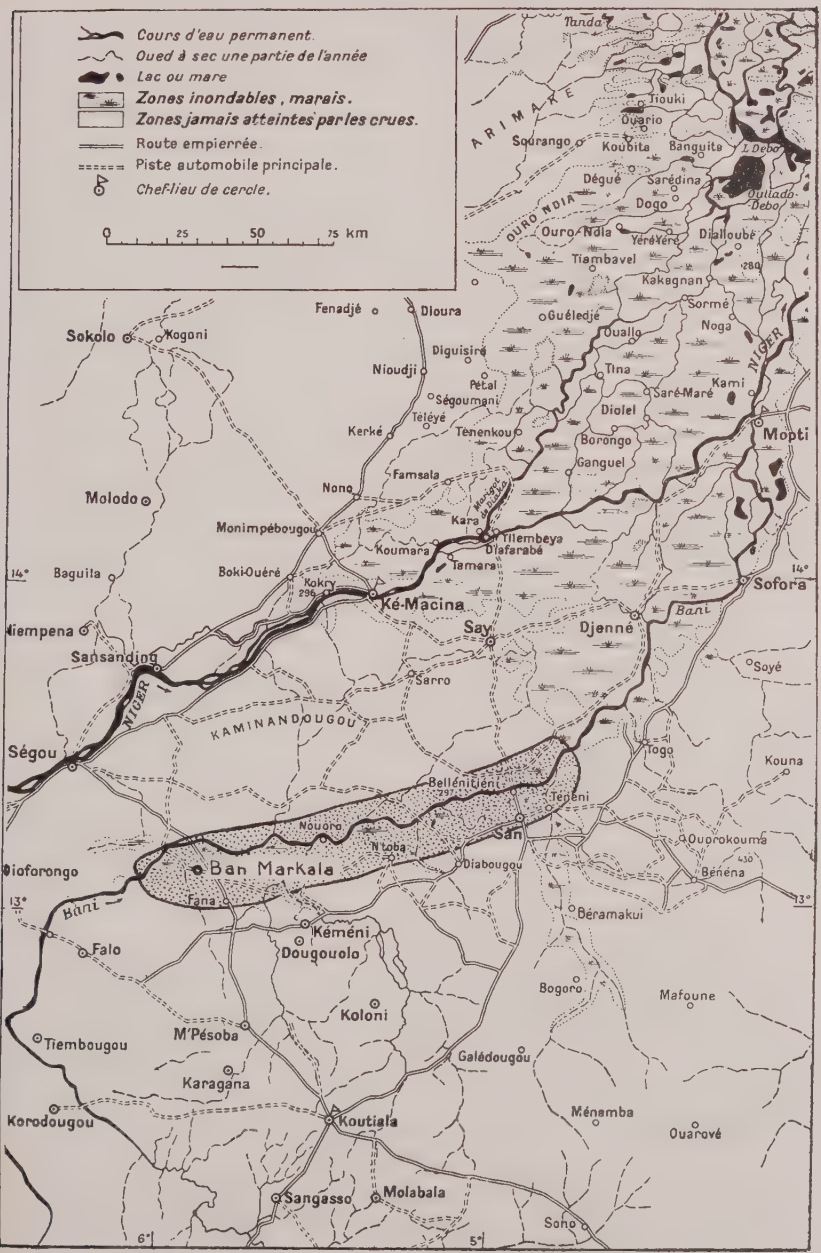
Par ailleurs, ce travail perdrait l'essentiel de son utilité s'il n'était mené en parallèle avec une étude microclimatique aussi poussée que possible permettant d'analyser l'action des différents éléments du milieu au cours de la période d'expérimentation. Dans ce domaine, les obstacles deviennent pratiquement insurmontables avec les moyens réduits dont il est possible de disposer en brousse.

Les observations qui font l'objet de ces notes ont été réalisées, pour le compte de la D.R.O.I.C.M.A. (1), en 1959, dans la plaine de Ban Markala sur le cours du fleuve Bani (carte n° 1). L'objet de nos recherches dans cette région située à la limite méridionale de l'aire grégarigène du Criquet migrateur africain sur le Niger, était l'étude de l'écologie et de la dynamique de l'espèce dans les conditions régionales, au cours d'un cycle annuel de reproduction (cf. Descamps, 1961 *a*). Il s'est avéré au cours de l'exécution de ce programme que les stations de la vallée du Bani ne présentaient qu'un intérêt saisonnier en rapport avec le cycle général de déplacement des ailés solitaires.

Les plaines inondables de la vallée du Bani et la savane soudanienne avoisinante sont peuplées annuellement lors de la décrue (novembre-décembre) par un important contingent d'ailés de provenance extérieure. Ces insectes se reproduisent et leur descendance émigre peu de temps (15 jours environ) après accession à l'état imaginal. Dès fin février, il ne subsiste plus qu'une population résiduelle infime incapable d'atteindre un volume important au cours de la saison des pluies (mai-octobre). Il lui serait absolument impossible de jouer par elle-même le rôle de point de départ d'une grégarisation primitive lors de la décrue suivante avant que n'interviennent à nouveau l'émigration et les facteurs de destruction des insectes en saison sèche (novembre-avril).

C'est donc au début de la saison des pluies (fin avril-début mai)

(1) Direction des Recherches de l'Organisation Internationale contre le Criquet migrateur africain.



CARTE 1. Vallées du Niger et du Bani entre Ségou et le lac Débo.

que les insectes ailés, souche du nouveau cycle de reproduction (1), sont les plus rares. A cette époque, il ne subsistait en 1959, dans les plaines du Bani qu'un nombre infime d'ailés. Ceux-ci s'observaient en particulier dans les petits îlots de végétation qui avaient échappé à l'incinération au cours des mois précédents. Ils donnaient naissance à quelques larves qui pouvaient être observées avec facilité au cours des deux premiers stades grâce à la connaissance des sites d'oviposition. Après une quinzaine de jours, ces insectes devenaient d'observation si malaisée qu'il était parfois difficile d'en récolter quelques exemplaires pour les besoins de l'expérimentation.

C'est cette période de calme absolu au cours de laquelle il était impossible, faute de matériel vivant, d'étudier le dynamisme des ailés que nous avons décidé de mettre à profit en essayant d'obtenir quelques données sur le comportement individuel des larves. Cette étude n'ayant pas été prévue dans le programme annuel de recherche nous ne disposions que d'un matériel météorologique des plus réduit. Aussi, ce travail a-t-il été entrepris sans autre but que celui de déceler l'existence ou de démontrer l'absence de facteurs de grégarisation autres que la concentration active des insectes parents. La dispersion des larves pouvait être considérée comme étant de nature à compromettre l'effet d'un groupement initial. Inversement, leur concentration active pouvait être regardée comme un élément susceptible de jouer un rôle important dans la genèse du grégarisme.

La rareté des études consacrées aux larves solitaires et le peu de connaissance que nous possédons sur leur comportement dans les conditions naturelles nous ont incité à publier malgré leurs imperfections, les résultats fragmentaires de nos observations.

Il m'est très agréable d'adresser mes remerciements à MM. Zolotarevsky et Wintrebert pour la correction et la critique de ce travail ainsi que pour les discussions fructueuses qu'ils ont eu l'amabilité de susciter.

Stations d'observations

De la mi-mai à la mi-juillet, soit au cours de la période de transition entre la saison sèche et la pleine saison des pluies, le comportement de larves solitaires, issues de parents solitaires, appartenant aux 1er, 3e, 4e et 5e stades (larves I, III, IV et V) a été observé et chronométré. A cette époque de l'année, et c'était particulièrement le cas en 1959, les précipitations sont assez faibles et espacées. Les variations de l'état hygrométrique de l'air s'inscrivent entre des valeurs extrêmes

(1) Nous situons le départ du cycle annuel de reproduction (cf. Descamps, 1961 *a*) à l'époque des premières pluies avec le retour des conditions favorables à la maturation, à l'embryogénèse et au développement postembryonnaire sur la plus grande partie des plaines de la boucle du Niger. En raison de l'action des prédateurs au cours de la saison sèche le volume de la population totale se trouve alors à son niveau le plus bas.

peu accusées, réalisant des moyennes particulièrement favorables au développement des larves (cf. HAMILTON, 1936-1950). La pluviosité déficitaire des mois de mai et juin 1959 n'a pu être enregistrée sur les lieux d'expérimentation. Elle y était apparemment plus faible qu'au poste météorologique le plus proche, celui de San situé à environ 80 km au nord-ouest de Ban Markala. Les relevés de cette station indiquent 114,7 mm en 17 jours contre des valeurs moyennes (1914-1958) de 150,8 mm en 12 jours. Toujours au poste de San, les valeurs moyennes de l'humidité relative de l'air par décade donnent les nombres suivants pour la période allant du 10 mai au 10 juillet de la même année : 52, 51, 57, 70, 62 et 71 %. L'étude des différents éléments du climat régional est exposée dans le travail relatif au comportement du Criquet migrateur africain dans la vallée du Bani (DESCAMPS, 1961 *a*) auquel on pourra se reporter pour plus de détails.

Trois types de stations avaient été choisis au sein de la formation végétale des prairies inondables.

Type a: Terrain découvert.

Les observations y étaient menées du 15 mai au 22 juin. La végétation de tous les emplacements retenus pour l'expérimentation avait été incinérée au cours du mois de mars. Les vents de saison sèche avaient balayé toute trace de cendre; le sol était de coloration grise. On notait à la mi-mai la présence de quelques maigres repousses, n'excédant pas 10 cm, à la base des touffes de *Vetiveria nigritana* STAPF. et *Panicum aphanoneurum* STAPF. De place en place, quelques îlots de *Panicum* desséché avaient été respectés par le feu. Dans certaines touffes, seules les tiges principales plus ou moins noircies avaient pu subsister et constituaient autant de perchoirs d'une hauteur comprise entre 1 m et 1,50 m. L'espace situé entre les souches était absolument nu. De place en place, on notait l'existence de surfaces plus ou moins vastes à *Eragrostis gangetica* STEUD. qui ne présentaient, au ras du sol, que des fragments de tiges d'un centimètre de haut dépourvus de végétation verte. La proportion de sol couvert n'excédait pas 10 %. Des larves de *Locusta* isolées, écloses à la suite des premières pluies s'y rencontraient en très petit nombre.

Quoique faibles, les précipitations de fin mai-début juin étaient cependant suffisantes pour modifier l'aspect du terrain. En fin d'expérimentation, les repousses des hémicryptophytes et des géophytes atteignaient 20 à 25 cm. Les espaces nus commençaient à se couvrir d'une végétation fine et clairsemée en raison de la germination des graines de nombreuses Graminées.

Type b: Végétation de densité moyenne laissant subsister quelques faibles espaces de terrain découvert.

Les observations y étaient menées du 25 juin au 7 juillet. Tous les emplacements choisis pour l'expérimentation avaient échappé à

l'action du feu au cours de la saison sèche. Le couvert végétal comprenait de nombreuses repousses de l'année enchevêtrées avec la végétation sèche de la saison précédente. Les espèces dominantes étaient : *Panicum aphanoneurum* STAPF., *Andropogon linearis* STAPF., *Eragrostis gangetica* STEUD. On notait la présence de plages dénudées de faible surface mais jouissant d'une excellente insolation. Ainsi, les valeurs de la température loin de tendre à l'uniformité, comme sur les stations du type précédent, présentaient des variations sensibles à la fois dans le plan vertical et le plan horizontal.

En raison du mélange de végétations appartenant à deux cycles de croissance, les tiges étaient irrégulièrement intriquées et l'enchevêtrement le plus dense se situait à faible distance au-dessus du sol. L'ancienne végétation ayant subi l'action mécanique des courants lors de la décrue et ayant été foulée durant la saison sèche, les hampes florales desséchées étaient plus ou moins couchées; l'ensemble ne dépassait pas une hauteur variant entre 0,40 à 0,60 m.

Type c: Végétation très dense.

La presque totalité de la surface était recouverte de sorte que le champ de température tendait à l'uniformité dans le plan horizontal. La végétation composée des mêmes espèces que celle des stations du type *b* auxquelles venaient s'adjoindre *Rhynchospora* sp., *Paspalum scrobiculatum* L. et *Vetiveria nigritana* STAPF. atteignait 1 m de haut. Elle laissait pénétrer profondément les rayons solaires de sorte qu'un insecte situé à faible hauteur au-dessus du sol pouvait s'exposer aisément à l'insolation.

Méthodes d'expérimentation

Les larves, récoltées sur leurs stations naturelles (abords immédiats des îlots de végétation ayant été épargnés par le feu), étaient placées séparément, pour la nuit, dans un récipient de verre contenant de la nourriture verte et fermé d'une toile moustiquaire. Au départ de l'expérimentation quotidienne et pour éviter toute manipulation directe de l'insecte, le contenu était renversé délicatement à la base d'une petite touffe de végétation ayant échappé à l'incinération. De cette façon, la larve qui était accrochée aux brindilles contenues dans le récipient subissait le minimum de perturbation. Le minutage (immobilité au sol, sur végétation, alimentation, déplacements) débutait 30 minutes après le lâcher. Dans de nombreux cas, l'insecte ne commençait à se déplacer qu'après 1 ou 2 heures (parcours 1 *a*, 2 *a*, 6 et 7 *d*; fig. n° 2, p. 159), ce qui permet d'admettre que la manipulation initiale ne jouait pas un rôle important en tant que cause de déplacement. Les valeurs obtenues peuvent donc être considérées comme assez proches de celles qui se trouvent réalisées normalement dans la nature sous les mêmes conditions d'environnement.

En mai, il n'a pas été possible d'effectuer les observations de façon ininterrompue tout au long de la journée. Les larves I, III et IV ont été suivies au cours de deux périodes journalières : entre 8 et 12 et entre 15 et 19 heures. En juin et début juillet les larves V ont été suivies sans interruption entre 8 et 18 heures sauf lorsqu'une tornade venait mettre un terme aux observations. Les résultats obtenus de part et d'autre ne sont donc pas absolument comparables mais les différences relevées entre le comportement des larves des premiers stades et celui des larves V sont telles que l'expérimentation garde cependant quelque valeur.

Dans la mesure du possible, le même insecte était utilisé durant plusieurs jours consécutifs. Cependant, c'est seulement en début juillet (les observateurs étaient alors bien entraînés) qu'il a été possible de suivre, sans interruption, le même exemplaire de la 4e mue à la mue imaginale.

Comportement des larves I en terrain découvert

(Stations du type *a*)

Les données recueillies sur le comportement des larves I, III et IV sont réunies au tableau n° 1. Les différentes fractions de temps

TABLEAU N° 1

Activité des larves I à IV en terrain découvert
Moyennes horaires

DATE ET DURÉE de l'expérimentation	STADE LARVAIRE	DISTANCE HORAIRE (*en mètres*) effectivement parcourue (*a*)	DISTANCE HORAIRE (*en mètres*) entre départ et arrivée (*b*)	Rapport *a*/*b*	IMMOBILITÉ au sol	IMMOBILITÉ sur végétation	ACTIVITÉ alimentation	ACTIVITÉ déplacements	DÉPLACEMENT MOYEN EN LIGNE DROITE durant une période d'observation de 4 heures
15 au 22 mai de 8 à 12 heures (36 h d'observation) .	I	0,30	0,16	1,87	19′15″	29′00″	07′10″	04′35″	0,64 m
18 au 22 mai de 15 à 19 heures (27 h d'observation) .	I	0,45	0,19	2,36	14′33″	33′24″	05′20″	06′43″	0,76 m
26 au 30 mai de 8 à 12 heures (22 h 45 mn d'observation) .	III	0,42	0,26	1,61	26′01″	24′39″	07′02″	02′18″	1,04 m
25 au 30 mai de 15 à 19 heures (28 h 24 mn d'observation) .	III	0,51	0,44	1,15	31′57″	18′31″	07′20″	02′12″	1,76 m
2 au 6 juin de 8 à 12 heures (25 h 15 mn d'observation)	IV	0,93	0,71	1,28	26′43″	19′07″	11′07″	03′03″	2,84 m
1 au 6 juin de 15 à 19 heures (33 h 30 mn d'observation)	IV	0,65	0,60	1,07	29′40″	15′43″	12′19″	02′18″	2,40 m

en ce qui concerne l'immobilité au sol, sur la végétation, l'alimentation et les déplacements y sont consignées sous forme de moyenne horaire.

La variation journalière de la température de l'air à 1,50 m (enregistreur sous abri) au cours de la seconde quinzaine de mai durant laquelle ont été expérimentées les larves du 1er et du 3e stade est traduite par la courbe 1 de la figure nº 1. Le minimum et le maximum absolus enregistrés à 6 heures et 16 heures ont été respectivement de 26 et 29 °C; les valeurs extrêmes de l'humidité relative de l'air dans le même temps de 22 et 80 % (enregistreur sous abri).

Les insectes du 1er stade se déplacent très peu. On peut estimer que, dans les conditions d'expérimentation, la somme des déplacements moyens journaliers n'excédait pas normalement un mètre. Les distances parcourues indiquées au tableau et particulièrement les valeurs relatives aux observations faites en cours d'après-midi ne traduisent pas une activité normale sous les conditions climatiques du moment. De nombreux déplacements non dirigés, consistant en des sauts répétés dans des directions parfois opposées, étaient provoqués par les Fourmis quelquefois nombreuses sur la station. Ainsi des valeurs extrêmes de 0,22 m pour une larve non perturbée et 4,06 m pour une autre dérangée par les Fourmis (collisions, mordillages, excitations antennaires) étaient enregistrées en cours d'après-midi. A partir du stade III de telles causes de perturbation n'occasionnent que le mouvement de l'appendice excité sans provoquer de déplacement.

Le rapport de la distance parcourue à la distance séparant en ligne droite le point de départ et le point d'arrivée (déplacement théorique) était élevé (1,87 à 2,36 de moyenne). Il augmentait en cours d'après-midi à cause des perturbations, plus nombreuses à ce moment de la journée, qui provoquaient une activité désordonnée. L'insecte était ainsi amené sur des plages nues qu'il traversait, demeurant actif jusqu'à ce qu'il rencontrât une situation ombragée lui permettant de demeurer à nouveau immobile. Les déplacements toujours de faible ampleur paraissaient s'effectuer au hasard; le vent ne semblait avoir aucune influence directrice sur le sens du cheminement ni sur l'orientation de l'insecte au repos.

Des observations ont porté sur des larves âgées de quelques heures, d'autres sur des individus éclos depuis 6 jours; aucune différence sensible n'a pu être enregistrée. Toutefois, les insectes paraissaient plus actifs quelques heures après l'éclosion mais le nombre de larves expérimentées était insuffisant pour obtenir des données valables.

La faible ampleur des déplacements dans un endroit découvert où le sol nu atteint très tôt dans la matinée une température élevée (supérieure à 40 °C) devait être, dans une certaine mesure, en rapport

avec la petite taille des insectes. Ceux-ci avaient la possibilité de rencontrer sur les surfaces dénudées des abris (minuscules accidents de la surface, fragments de tiges, etc.) pouvant assurer le maintien d'une température interne, sans variations brusques, située entre les limites favorables à l'immobilité (cf. CHAPMAN, 1955).

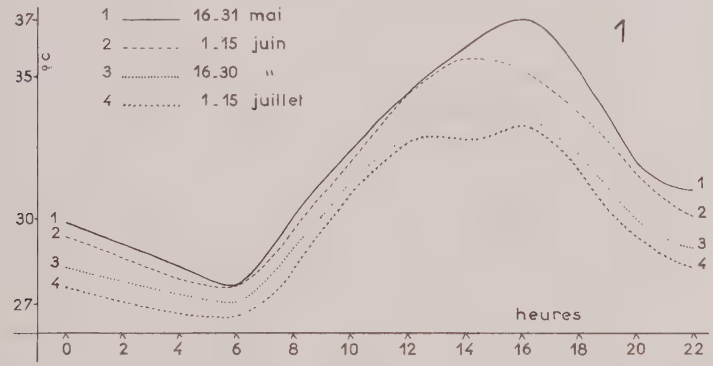


FIG. 1. — Variation des valeurs moyennes de la température par quinzaine sur les lieux d'expérimentation (enregistreur sous abri à 1,50 m).

Cependant, un cas de larve terrassée par excès de chaleur a été observé. L'insecte étant demeuré exceptionnellement exposé au soleil montrait rapidement des signes d'agitation : ascensions et descentes continuelles, alimentation inaccoutumée (1 h 20 mn entre 9 et 12 h) jusqu'au moment où il tombait inanimé. Ramassé et mis en élevage, il parvenait au stade ailé. La majorité des pontes étant déposées à l'époque en terrain découvert, il est possible que de tels cas se produisent dans les conditions naturelles.

On remarquera, par ailleurs, que de tous les insectes observés en terrain découvert, les larves du 1er stade (qui normalement éclosent en des sites dénudés) étaient les plus nettement phytophiles. Ceci se traduisait non seulement par le temps passé sur la végétation (immobilité + alimentation; les larves de ce stade sont dans l'obligation d'escalader les tiges pour se nourrir) mais aussi par les hauteurs habituellement atteintes. Seules les larves I s'élevaient jusqu'à plus de 30 cm.

Les déplacements étant faibles et non dirigés au cours du 1er stade, on comprend la facilité avec laquelle sont récoltées les larves I, même avec une population parentale infime. Leur répartition en îlots est ainsi expliquée. De tels endroits de récolte peuvent être considérés comme étant les sites d'oviposition. D'autre part, la répartition initiale des insectes lors de l'éclosion ne peut être sensiblement modifiée du fait de l'activité des larves au cours du stade I.

Comportement des larves III en terrain découvert (Stations du type *a*) et sur végétation dense (Stations du type *b*)

Le comportement des larves du 3e stade évoluant en terrain découvert est très voisin du précédent. L'activité, estimée d'après les distances effectivement parcourues, est du même ordre. Cependant, le rapport entre cette valeur et la distance séparant en ligne droite le point de départ du point d'arrivée est plus faible; le déplacement théorique tout en demeurant minime est double de celui des larves I.

Ceci semble dû à l'influence directrice du vent. Dans huit cas sur douze la ligne droite reliant points de départ et d'arrivée formait un angle plus petit ou égal à 45° avec la direction du vent dominant. Dans deux autres cas, l'angle ainsi défini avait une valeur de plus de 90°. Les deux derniers cheminements présentaient une configuration complexe qui ne pouvait être l'expression d'aucune forme d'anémotactisme. Toutefois les distances parcourues sont trop faibles pour constituer des données satisfaisantes et l'influence du vent sur la direction de progression sera examinée au chapitre relatif aux larves du 5e stade dont les déplacements sont de plus grande ampleur.

Le temps passé sur la végétation était de beaucoup inférieur à celui des larves I, particulièrement l'après-midi. L'insecte perché ne dépassait jamais une hauteur de 10 à 15 cm, le niveau le plus fréquenté se situait entre 2 et 4 cm à partir du sol. Le soir, l'insecte devenait de moins en moins excitable bien que la température fût encore élevée (33,5 °C de moyenne sous abri à 19 heures). Il se déplaçait très lentement et se nourrissait très tard. L'ascension de la végétation se produisait progressivement, au coucher du soleil, parfois dans l'obscurité totale. L'insecte s'élevait par paliers successifs et la hauteur totale ainsi atteinte n'excédait pas 20 cm.

Comme les larves I, les larves III paraissaient avoir la possibilité d'échapper aux rigueurs de la température à la faveur des moindres accidents du substrat. Deux expérimentations effectuées à titre comparatif entre 8 et 18 heures sur végétation très dense les 8 et 9 juillet en ont apporté confirmation. Malgré les différences de température relevées au cours de ces deux périodes d'observation (comparer les courbes 1 et 4 de la fig. 1, p. 153) et la variation dans le plan vertical réalisée sur végétation dense, l'activité estimée d'après la somme des déplacements était du même ordre : 5,51 et 3,39 m contre 4,60 m de moyenne journalière en terrain découvert. Le rapport de cette valeur à la distance séparant en ligne droite le point de départ du point d'arrivée était considérable : 7,87 dans un cas, 3,39 dans le second contre 1,40.

Les déplacements des larves du 3e stade dans la végétation dense paraissaient désordonnés (cf. fig. n° 10 B, p. 171). Les observations

faites en terrain découvert, quant à la direction des cheminements par rapport au vent, acquièrent de ce fait plus de valeur.

Une autre différence essentielle caractérisant le comportement dans les deux types de végétation réside dans le temps consacré à l'alimentation. La moyenne horaire voisine de 7 mn en terrain découvert était réduite à 5 mn sur végétation dense. Cet écart peut traduire une compensation pour l'évaporation plus intense à laquelle sont soumises les larves en terrain découvert, mécanisme jouant sur la régulation de la température interne (KOIDSUMI, 1934 *in* UVAROV, 1948) (cf. *infra:* larves V). Il est à noter également que l'humidité relative était moins élevée en fin mai qu'en début juillet.

D'autre part, les insectes trouvant dans le niveau inférieur de la strate herbacée des conditions de température convenables en situation ombragée, le temps passé au sol était nettement plus faible que sur les stations du type *a*. Les moyennes horaires enregistrées étaient de 13 mn 30 s d'immobilité au sol et 40 mn sur la végétation contre 28 mn 59 s et 21 mn 35 s sur terrain découvert.

Comportement des larves IV en terrain découvert
(Stations du type *a*)

Les conditions de température réalisées au cours de la période d'expérimentation sur les larves IV sont traduites par la courbe 2 de la figure n° 1.

Les différences existant entre le comportement des larves I et celui des larves III s'accentuent très nettement au stade IV.

L'activité, estimée d'après la distance effectivement parcourue, augmente de façon sensible. Cependant, le temps durant lequel les insectes sont actifs ne varie guère. Les déplacements élémentaires (marche et saut) semblaient plus rapides et surtout, en ce qui concerne le saut, de plus grande ampleur.

Les valeurs du rapport de la distance parcourue à la distance séparant en ligne droite les points extrêmes du cheminement diminuent sensiblement. Ainsi le déplacement théorique se trouve notablement augmenté par rapport aux stades précédents mais n'atteint pas encore des valeurs considérables. On peut estimer que celles-ci se situaient, dans les conditions d'expérimentation entre 5 et 8 m en 24 heures. A part quelques exceptions la progression s'effectuait à contre-vent. La ligne droite joignant départ et arrivée faisait généralement un angle de moins de 90° avec la direction du vent dominant. L'angle ainsi défini ne dépassait cette valeur qu'en 4 cas sur 17.

Le vent soufflant généralement à cette époque du sud ou sud-ouest, la direction des déplacements se situait dans la portion S.-O. du cadran durant la matinée. Au cours des expérimentations effectuées l'après-midi, l'angle de marche était plus grand et dévié vers

l'est. Tout se passait donc comme si la configuration du cheminement était sous la dépendance à la fois de la direction du vent et de la position du soleil. Ces observations n'étaient pas confirmées au cours des expérimentations portant sur les larves V suivies sans interruption de 8 à 18 heures.

Le temps consacré à l'alimentation augmente considérablement par rapport au stade précédent.

Comportement des larves V en terrain découvert
(Stations du type *a*)

Le tableau n° 2 résume les données obtenues au cours de 147 h 15 mn d'observations effectuées en terrain découvert du 10 au 24 juin, sur des larves V du sexe femelle et du sexe mâle. Les figures n^{os} 2 et 3 représentent le tracé du parcours de chacun des sujets expérimentés. La position de l'insecte était marquée sur le terrain à chaque heure au moyen d'une fiche, il était procédé de même à chaque changement de direction. En fin de journée le trajet était relevé à la boussole et mesuré.

L'indicatif du parcours et de l'insecte observé sont matérialisés sur les figures par un chiffre suivi d'une lettre, le chiffre désignant le parcours, la lettre référant à l'insecte. Ainsi les parcours 1 *a*, 2 *a* et 3 *a* (fig. 2) sont relatifs aux cheminements suivis durant 3 jours consécutifs par le même individu.

Dans la représentation schématique, les larves sont supposées partir toutes du même endroit alors qu'en réalité le point de départ variait chaque jour, ceci en raison des dommages causés par l'observateur aux petits îlots de végétation jouant le rôle de refuges. La position de l'insecte à midi est indiquée par deux cercles concentriques.

Les quelques observations microclimatiques qu'il a été possible d'effectuer sur la station au cours des expérimentations sont traduites par les courbes *a* de la fig. 4, p. 161. La température au sol était mesurée en surface, le bulbe du thermomètre recouvert d'une fine pellicule de terre. Pour estimer approximativement la température de l'air à une hauteur de 3 à 5 cm, le thermomètre était placé dans un petit abri portatif ajouré, en natte de fibre dure. Les effets des radiations calorifiques réfléchies par le substrat n'étaient pas totalement éliminés ce qui explique les valeurs élevées pour l'époque, enregistrées durant les heures chaudes. D'autre part, les différences réelles existant entre les stations de type *a* et de type *b* (courbes *b*, fig. n° 4) ne pouvaient être détectées car la pose de l'abri portatif au sein de la végétation détériorait le couvert en favorisant l'insolation. L'humidité relative de l'atmosphère faisait également l'objet de mesures effectuées sous le même abri à l'aide d'un hygromètre

Edney. Les lectures quotidiennes ont donné des valeurs variant entre 50 et 72 % à 8 heures, entre 30 et 55 % à 12 heures et entre 50 et 60 % à 19 heures.

Les valeurs moyennes de la température de l'air à 1,50 m (enregistreur sous abri) sont représentées par les courbes 2 et 3 de la figure n° 1. On notera l'abaissement sensible entre 12 et 18 heures au cours de la seconde quinzaine de juin. Le minimum et le maximum absolus ont été respectivement de 25 et 38 °C. Les valeurs extrêmes de l'humidité relative de l'air (enregistreur sous abri) ont été de 25 et 80 % au cours de la première quinzaine de juin, de 23 et 82 % au cours de la seconde.

Tableau N° 2

Activité comparée des larves ♂ et ♀ du 5e stade en terrain découvert et sur végétation dense

	TERRAIN DÉCOUVERT (Type *a*)		VÉGÉTATION DE DENSITÉ MOYENNE (Type *b*)		VÉGÉTATION DENSE (Type *c*) Comportement au cours du 5e stade	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Alimentation (moyenne horaire)	10′ 03″	13′ 17″	07′ 08″	07′ 31″	06′ 41″	06′ 04″
Immobilité sur végétation (moyenne horaire)	18′ 05″	16′ 52″	34′ 56″	33′ 18″	25′ 12″	31′ 08″
Déplacements avant midi	6,49 m	6,43 m	0,81 m	1,18 m	0,77 m	0,62 m
— après-midi	1,07 m	2,22 m	1,37 m	2,26 m	0,97 m	0,68 m
— de 7 à 10 h	10,60 m	7,72 m	1 m	1,42 m	0,84 m	0,62 m
— de 10 à 14 h	1,04 m	4,36 m	0,66 m	1,50 m	0,91 m	0,57 m
— de 14 à 18 h	1,46 m	1,57 m	1,50 m	2,80 m	0,89 m	0,77 m
Déplacements moyens entre 8 et 18 h	30,70 m	39,16 m	10,64 m	20,04 m	8,88 m	6,60 m
Nombre de déplacements dans le vent (avec écart de moins de 45°)	11 parcours sur 16		5 parcours sur 14		5 parcours sur 15	
Rapport moyen entre la somme des déplacements et la distance en ligne droite entre départ et arrivée	1,26	1,08	1,52	1,51	1,70	1,89

Les principales caractéristiques du comportement des larves V en terrain découvert tiennent dans les propositions suivantes :

— Augmentation considérable des distances parcourues, par rapport aux stades précédents, les temps d'errance demeurant très voisins;

— Faible valeur du rapport de la distance effectivement parcourue à la distance séparant en ligne droite points de départ et d'arrivée;

— Progression maximale avant midi.

a) *Augmentation des distances parcourues et temps d'errance inchangé.*

La moyenne horaire d'immobilité des insectes V était sensiblement voisine des valeurs enregistrées au cours des stades antérieurs :

50 mn environ pour les larves III, 45 mn pour les larves V; encore l'écart était-il dû principalement au temps plus considérable consacré par ces dernières à l'activité alimentaire : 13 mn 17 s chez les femelles V contre 5 à 7 mn chez les larves I. Sauf dans la soirée les déplacements des insectes V étaient rapides et s'effectuaient par sauts répétés, plusieurs mètres pouvant être couverts en quelques secondes.

Cette différence de comportement devait être en partie imputable à la plus grande taille des insectes incapables d'exploiter de ce fait, les faibles accidents de terrain et d'échapper à l'action des radiations solaires et des radiations réfléchies par le substrat. Alors que les jeunes larves étaient en mesure de se placer à terre en des positions ombragées les insectes V n'avaient généralement la possibilité de se soustraire à la conduction et au rayonnement du sol que par l'ascension des tiges. Ces dernières étant très espacées, leur détection nécessitait des déplacements relativement importants. En position perchée, ils se trouvaient soumis à une radiation solaire intense dont les effets ne pouvaient être tempérés que par les mouvements de l'air (Strelnikov, 1936 *in* Uvarov, 1948; Kennedy, 1939) et l'accélération du métabolisme respiratoire (Uvarov, 1928) favorisant l'évaporation.

Cette interprétation semble confirmée par le fait que, d'une façon générale, les distances parcourues ont diminué en cours d'expérimentation du 10 au 24 juin, avec le développement des jeunes pousses, à la suite des pluies, multipliant les refuges susceptibles d'être rencontrés et exploités. Cependant, la taille des insectes ne saurait rendre compte de variations aussi sensibles. En effet, la différence de taille existant entre une femelle du 4e stade et un mâle du 5e n'est pas considérable. D'autre part, les exemplaires sur le point de subir la mue imaginale (parcours 1 *a* et 2 *a*, fig. nº 3) se déplaçaient beaucoup moins, bien que soumis aux mêmes conditions. Ainsi l'état physiologique de l'insecte apparaît-il jouer un rôle important dans le rythme de l'activité journalière.

Des variations considérables étaient d'ailleurs relevées selon l'insecte suivi et chez un même exemplaire selon le jour d'expérimentation. C'est ainsi que les distances extrêmes parcourues étaient de 5,15 m et 73,40 m pour les mâles, de 14,6 et 67,45 m pour les femelles. Les conditions de milieu ayant été assez stables (valeurs de la température et insolation notamment) durant la période d'observation on peut conclure que ces variations étaient en rapport avec l'âge des sujets expérimentés. Ceux-ci constituaient de ce point de vue un ensemble hétérogène bien qu'en majorité âgés d'au moins 3 jours. Le lot mâle et le lot femelle n'étant pas de composition rigoureusement identique, aucune comparaison valable ne peut être tentée. La seule différence sensible entre les deux sexes réside dans le temps consacré à l'alimentation nettement plus élevé chez les femelles (cf. Davey, 1954).

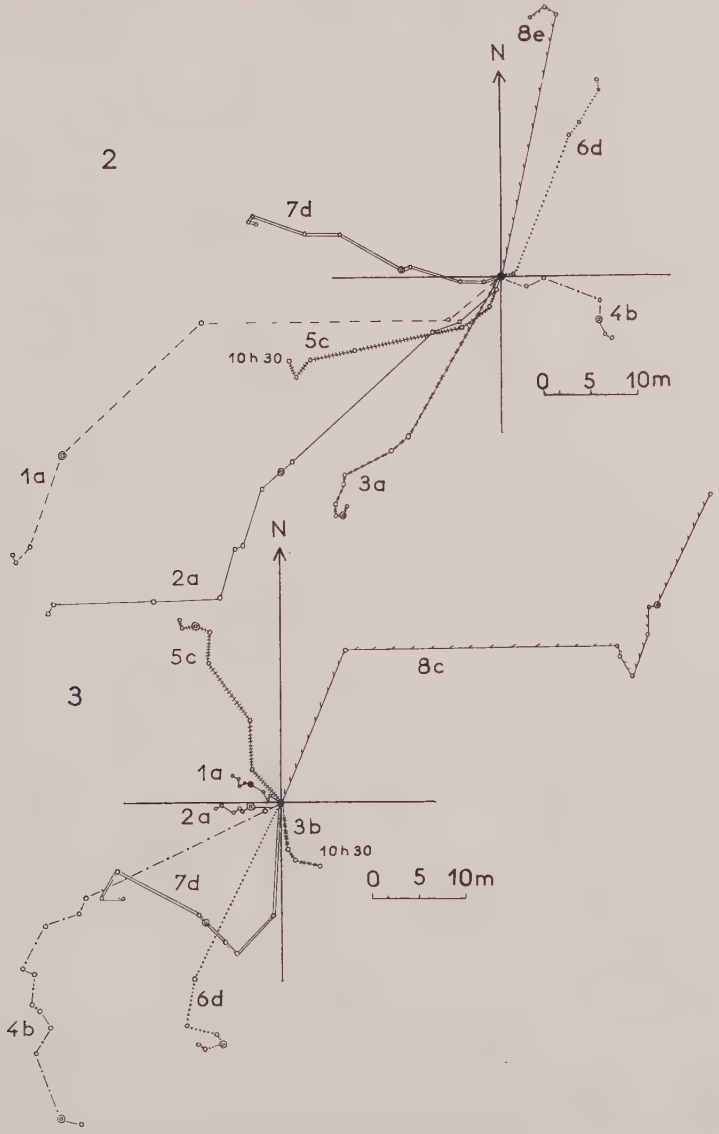


FIG. 2. — Représentation schématique des cheminements suivis par les larves femelles du stade V expérimentées en terrain découvert (stations du type *a*).

FIG. 3. — Représentation schématique des cheminements suivis par les larves mâles du stade V expérimentées en terrain découvert (stations du type *a*).

b) Faible valeur du rapport de la distance effectivement parcourue à la distance séparant en ligne droite points de départ et d'arrivée.

Cette valeur était le plus souvent inférieure à 1,1 et n'atteignait jamais 1,2 chez les femelles. Elle était nettement plus élevée chez les mâles (extrêmes 1,08-1,89, moyenne 1,29). Le vent paraissait avoir une action très nette sur le sens de la progression. La ligne joignant départ et arrivée faisait avec la direction générale du vent un angle plus petit ou égal à 45° dans 11 cas sur 16. La moitié des larves expérimentées se déplaçaient dans la portion S.-O. du cadran.

Cependant le sens d'un cheminement donné pouvait être contraire à la direction générale du vent et se trouver en rapport avec une bourrasque passagère d'une orientation différente. C'est le cas de la femelle 6 *d* qui s'est déplacée exceptionnellement l'après-midi durant 2 heures pendant lesquelles le vent soufflait du N.-E. L'influence des vents (2 à 4 m par seconde à cette époque sauf avant les chutes de pluie) ne doit pourtant pas être exagérée. Ainsi des larves expérimentées le même jour ont suivi des parcours divergeant de plus de 90°. C'est le cas des parcours 5 *c* et 6 *d*, 7 *d* et 8 *c* chez les mâles (fig. n° 3).

On notait fréquemment (9 cas sur 16) un changement d'orientation peu avant le coucher du soleil. Ce changement est traduit par un crochet à l'extrémité des lignes représentant les cheminements. Comme on le constate à l'examen des schémas annexés (fig. n^{os} 2 et 3) ces crochets de forme généralement étroite ne présentent aucune orientation commune. En fait l'insecte, avant le coucher du soleil, faisait indifféremment face aux quatre points cardinaux. Ces irrégularités de cheminement en fin de journée ne semblent donc pas être l'expression d'une phototaxie. Le vent était généralement nul et la température voisine de 32 °C à ce moment de la journée; l'insecte très peu actif ne sautait pas, il progressait avec lenteur, par intermittence sur de très courtes distances. Il en résultait un cheminement de faible envergure tendant à la configuration des parcours dans la strate herbacée (stations des types *b* et *c*).

c) Progression maximale avant midi.

La moyenne horaire de déplacement qui était de 6,43 m pour les femelles avant midi, tombait à 2,22 m en cours d'après-midi. Ce fait ne semble pas imputable à l'excitation des insectes due aux manipulations inévitables au début de l'expérimentation. Sur 16 insectes expérimentés, 2 restaient immobiles durant 2 h avant de prendre le départ, 2 pendant 1 h 30 mn, 2 pendant 1 h, 5 pendant 30 mn et 1 pendant 15 mn. Les 4 autres partaient presque immédiatement mais la progression était lente, coupée de fréquents arrêts de plusieurs minutes durant lesquels la larve se nourrissait activement. Cela ne ressemble pas au comportement d'un insecte perturbé. Il faut donc en conclure

que dans les conditions d'expérimentation les larves se déplaçaient effectivement sur de moins grandes distances dans le courant de l'après-midi (cf. KENNEDY, 1939).

Comportement des larves V sur végétation dense avec plages de sol nu

(Stations du type *b*)

Les figures nos 5 et 6 retracent les cheminements suivis par les larves V mâles et femelles évoluant sur végétation relativement dense. Les données obtenues au cours de 116 heures d'observations entre le 25 juin et le 4 juillet sont condensées au tableau n° 2.

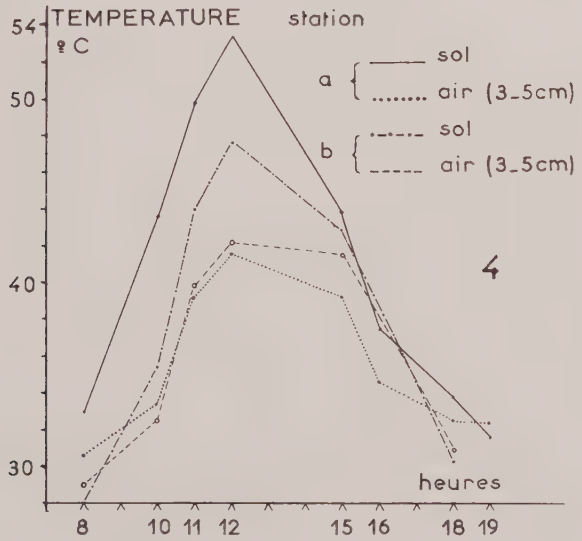


FIG. 4. — Variations des valeurs moyennes de la température au sol et de la température de l'air à 3-5 cm sur les stations du type *a* (10-24 juin) et *b* (25 juin-4 juillet).

La variation journalière des valeurs moyennes de la température de l'air sous abri à 1,50 m est traduite par les courbes 3 et 4 de la figure n° 1. Les relevés de la température du sol en surface et de l'air à une hauteur de 3 à 5 cm ont servi à l'établissement des courbes *b* de la figure n° 4. L'humidité relative de l'atmosphère (hygromètre Edney) sous abri portatif au même niveau a varié au cours de l'expérimentation entre 55 et 70 % à 8 heures, entre 26 et 39 % à 12 heures et entre 44 et 77 % à 19 heures.

Des différences très nettes, par rapport au comportement des larves V en terrain découvert, ont été relevées. Elles peuvent se résumer comme suit :

— Diminution très sensible de la distance parcourue;

— Augmentation de la valeur du rapport de la distance parcourue à la distance séparant en ligne droite points de départ et d'arrivée:

— Progression maximale au cours de l'après-midi;

— Augmentation du temps passé en position perchée;

— Diminution du temps consacré à l'activité alimentaire.

a) *Diminution de la distance parcourue.*

Elle était réduite de moitié chez les femelles et des deux tiers chez les mâles. Bien que les deux lots ne fussent pas rigoureusement identiques quant à l'âge de leurs composants, il faut noter que la différence entre le comportement des deux sexes variait dans le même sens qu'au cours de l'expérience précédente (cf. tableau n° 2). La faible ampleur des déplacements des insectes mâles a nécessité l'emploi d'une plus grande échelle pour la représentation schématique de leurs parcours.

Les déplacements plus faibles au sein d'une végétation dense semblent en rapport avec le principal facteur agissant à l'époque des observations sur le comportement des insectes : la température. En effet, il n'a pas été possible de relever en terrain découvert le moindre indice permettant de conclure à l'existence ou du moins à la manifestation d'une anemokinesis positive. Par ailleurs, les valeurs de l'hygrométrie étaient très voisines de part et d'autre.

En raison du caractère discontinu du champ de température dans le plan vertical, l'insecte pouvait trouver des conditions très diverses en passant d'une position ensoleillée à une position ombragée sans avoir à se déplacer horizontalement. Sa température interne était ainsi susceptible de demeurer comprise durant la majeure partie du jour dans les limites des valeurs préférées. Le matin entre 7 et 8 heures, la température du sol en surface était généralement inférieure de 0,5 à 2,5 °C à la température relevée sous abri portatif à une hauteur de 3 à 5 cm. Les conditions étaient donc inversées par rapport à l'expérience précédente où le sol était plus chaud que l'air au départ. A ce moment de la journée, la larve se tenait perchée à peu de distance du sol. Le niveau atteint était en relation avec la possibilité qu'avait l'insecte de se placer dans une position telle qu'une partie de son corps au moins soit exposée aux rayons du soleil. Dès lors, de fréquents changements étaient enregistrés qui plaçaient la larve dans des positions alternativement ensoleillées et ombragées ou faisaient varier la partie du corps directement exposée au soleil.

b) *Augmentation de la valeur du rapport de la distance parcourue à la distance séparant en ligne droite points de départ et d'arrivée.*

Cette valeur était de 1,51 contre 1,08 chez les femelles et de 1,52 contre 1,26 chez les mâles. Ceci semble dû aux conditions d'anémométrie. Le vent ne pouvait jouer au sein de la végétation le même rôle qu'en terrain découvert en raison de sa faiblesse et de la complexité des courants dans la strate herbacée. L'orientation générale des cheminements ne faisait avec la direction du vent dominant un angle de moins de 45° que dans 5 cas sur 14 ce qui diffère profondément

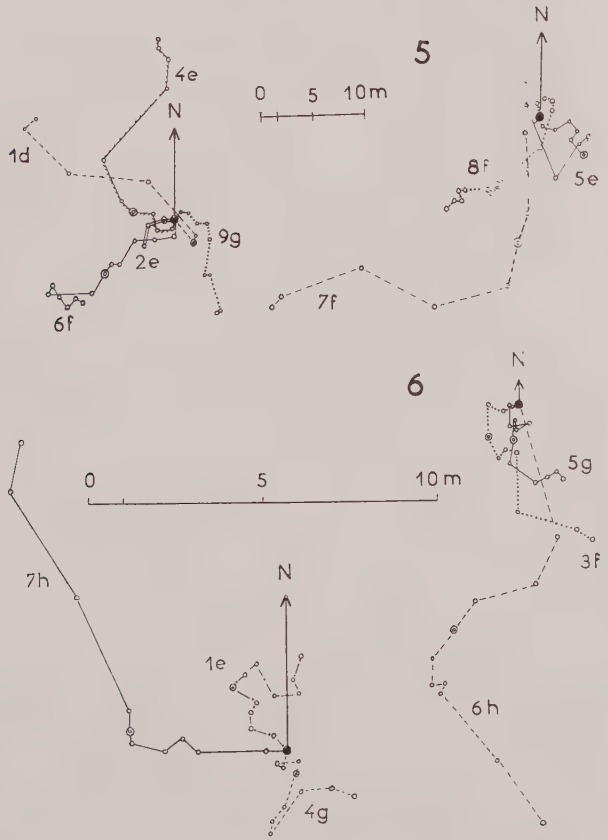


FIG. 5. — Représentation schématique des cheminements suivis par les larves femelles du stade V expérimentées dans une strate herbacée de densité moyenne (stations du type *b*).

FIG. 6. — Représentation schématique des cheminements suivis par les larves mâles du stade V expérimentées dans une strate herbacée de densité moyenne (stations du type *b*).

des faits observés au cours de l'expérimentation précédente. Parmi ces 5 cas d'ailleurs, deux parcours 1 *d* et 8 *f* (fig. n° 5) présentaient une allure tourmentée notamment en début d'expérimentation.

c) *Progression maximale après-midi.*

La plus grande partie de la distance parcourue était couverte l'après-midi et spécialement entre 15 et 18 heures comme l'indique la position des cercles concentriques sur les figures n^os^ 4 et 5. Elle correspondait à la portion plus ou moins rectiligne des cheminements. L'ampleur des déplacements qui sur terrain découvert allait décroissant de 7 à 19 heures progressait au contraire dans le même temps sur végétation dense (cf. tableau n° 2). Une variation dans le même sens bien qu'avec des valeurs moins élevées était également relevée au cours des expériences portant sur toute la durée du 5^e^ stade (cf. *infra*).

Les raisons d'une telle divergence ne sont pas évidentes. L'augmentation de la distance parcourue chez les larves évoluant sur végétation dense se situait au moment de la diminution de la température de l'air et de la température à la surface du sol. Le phénomène était particulièrement sensible chez certains exemplaires qui se mettaient brusquement à progresser en ligne droite vers 17 heures. Les larves évoluant alors au sein de la végétation étaient beaucoup moins exposées aux radiations solaires et la diminution de leur température interne devait être plus rapide que chez les insectes des stations découvertes (Kennedy, 1939). En fait, les conditions étaient inversées par rapport à ce qu'elles étaient en début de matinée.

Les larves ne réagissaient pas en escaladant la végétation. Les déplacements de la soirée ayant été effectués en toutes directions hormis le secteur nord-est, il ne semble pas qu'une phototaxie fût à l'œuvre.

d) *Augmentation du temps passé en position perchée.*

La moyenne horaire du temps passé en position perchée qui était de 16 mn 52 s en terrain découvert atteignait 33 mn 18 s en ce qui concerne les femelles évoluant dans la strate herbacée.

Les moyennes horaires suivantes ont été calculées sur l'ensemble des sujets expérimentés :

7 à 8 h	8 à 10 h	10 à 12 h	12 à 14 h	14 à 16 h	16 à 18 h
54 mn	40 mn	34 mn	26 mn	32 mn	37 mn

Le temps passé en position perchée diminuait donc du matin au moment le plus chaud de la journée. Ces chiffres ne présentent que la valeur de moyennes calculées sur une période au cours de laquelle les conditions de milieu ont varié d'un jour à l'autre. D'autre part, immobilité sur végétation ne signifie pas insolation puisque l'insecte était considéré perché lorsqu'il se trouvait à l'ombre à 1 cm

du substrat où il jouissait de conditions identiques ou très voisines de celles enregistrées au sol. De fait, des variations considérables étaient relevées d'un insecte à l'autre ou chez le même individu d'un jour à l'autre sous des conditions de luminosité ou de nébulosité très voisines. Il eût fallu pour obtenir des données satisfaisantes chronométrer le temps passé en position ombragée et ensoleillée, ce qui ne put être fait.

e) *Diminution du temps consacré à l'alimentation.*

La moyenne horaire du temps d'alimentation était de 7 mn 31 s pour les femelles et 7 mn 08 s pour les mâles contre des valeurs de 13 mn 17 s et de 10 mn 03 s en terrain découvert. Cette différence est encore à mettre en rapport avec la température. La consommation

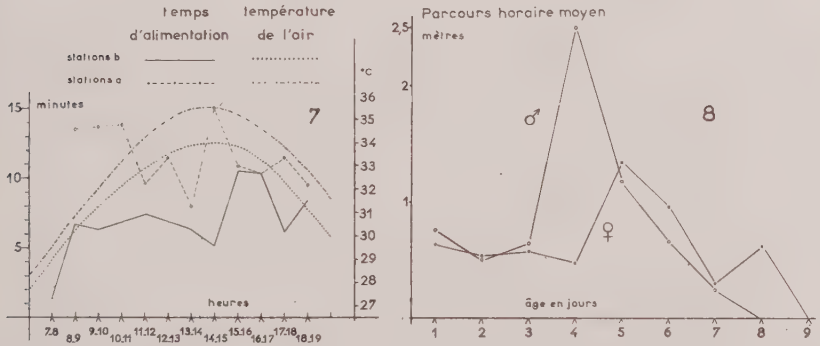


FIG. 7. — Variation du temps consacré à l'alimentation chez les larves V expérimentées en terrain découvert (stations du type *a*) et au sein d'une strate herbacée de densité moyenne (stations du type *b*).

FIG. 8. Variation de l'activité (estimée d'après les distances parcourues) d'une larve mâle et d'une larve femelle au cours du 5e stade.

de la végétation étant le moyen principal permettant aux insectes soumis à l'insolation de compenser les pertes d'eau subies par évaporation (cf. MILLOT et FONTAINE, 1937; HUSAIN et MATHUR, 1936), on conçoit que ceux-ci doivent s'alimenter davantage lorsque l'insolation est plus forte. La figure n° 7 représente la variation comparée du temps d'alimentation des insectes observés sur les stations des deux types. Les courbes de température de l'air sous abri au cours des deux périodes d'observation y sont également tracées. On constate que les larves se nourrissaient à tout moment de la journée et qu'à tout moment également le temps consacré à l'alimentation était plus élevé chez les larves soumises à l'insolation que chez celles évoluant

dans la strate herbacée. Les différences de température de l'air au cours des deux périodes d'expérimentation ne peuvent rendre compte d'un écart aussi marqué. Le maximum précrépusculaire très accusé chez les insectes grégaires et *congregans* comme le mentionnent divers auteurs (Kennedy, 1939; Burnett, 1951; Ellis & Ashall, 1957) et comme nous avons eu l'occasion de l'observer chez *Locusta* sur les stations de Ban Markala au début de l'année 1959, était ici pratiquement inexistant. On notait cependant une pointe assez prononcée se situant entre 14 et 15 heures en terrain découvert avec 1 à 2 heures d'avance par rapport au maximum enregistré sur la station *b*. Peut-être ce décalage est-il à rapprocher des différences de température antérieurement subies par les insectes (cf. Chapman, 1959).

Tableau N° 3

Temps consacré à l'alimentation par les larves V entre 8 et 13 heures et entre 13 et 18 heures

DATES	PAR TEMPS CLAIR Matin	PAR TEMPS CLAIR Soir	PAR TEMPS COUVERT Matin	PAR TEMPS COUVERT Soir
10 juillet	...	51′	00′	
11 —	23′	...	...	10′
12 —	...	37′	23′	
13 —	61′	...	...	?
14 —	...	69′	3¼′	
20 —	...	89′	00′	
21 —	...	69′	09′	

Au cours des expériences portant sur toute la durée du 5e stade et relatées ci-dessous, il était noté que le temps consacré à l'alimentation était beaucoup plus important durant les heures chaudes et bien ensoleillées. Cela avait pour effet de déplacer au cours de certains jours l'heure du maximum. Le tableau n° 3 en donne quelques exemples.

Comportement des larves V suivies tout au long du 5e stade sur végétation dense

(Stations du type *c*)

Le comportement diurne d'une larve mâle et celui d'une larve femelle ont pu être suivis, début juillet, de la 4e mue à la mue imaginale. Les données recueillies au cours des 145 h 30 mn d'observations sont exposées et comparées avec celles des expériences précédentes au tableau n° 2. Les cheminements de l'insecte mâle ont été reconstitués sur la figure n° 9. La courbe 4 de la figure n° 1 traduit la variation des valeurs moyennes de la température au cours de l'expérimentation.

La variation de la distance parcourue en fonction de l'âge du sujet est bien mise en évidence par les courbes de la figure n° 8, en particulier pour la larve mâle. Cette dernière a couvert 55,6 % de la

distance totale au cours des 4e et 5e jours du stade. Le même calcul a donné pour la femelle une valeur de 47,8 % au cours des 5e et 6e jours. Ainsi, cette modalité du comportement en rapport avec l'état physiologique réduit-elle sensiblement la distance totale susceptible d'être couverte au cours du 5e stade. La même expérimentation n'a pu être entreprise sur terrain découvert. Cependant, la variabilité des chiffres enregistrés avec un lot d'insectes hétérogène sur les 16 parcours étudiés précédemment (cf. p. 158) permet de supposer l'existence sur les stations de ce type de différences peut-être plus sensibles encore en rapport avec l'âge des insectes.

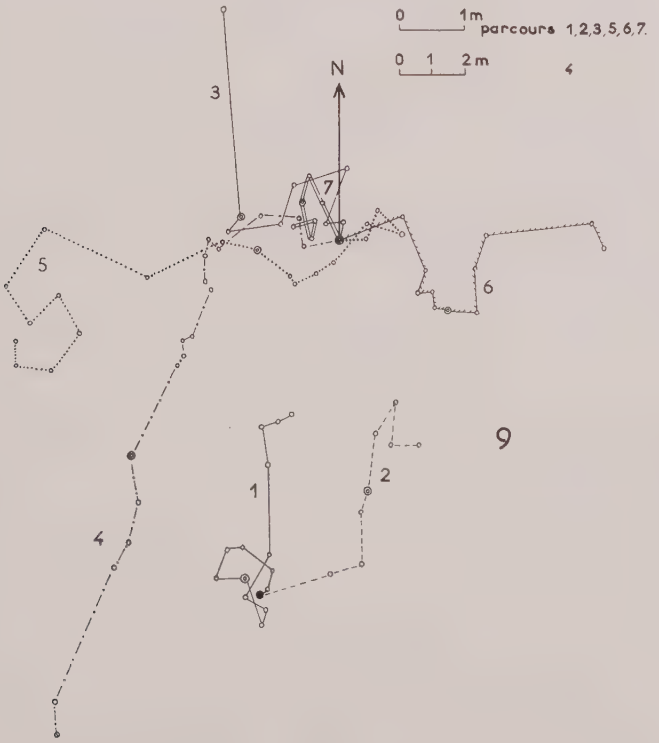


Fig. 9. — Représentation schématique des cheminements journaliers suivis par une larve mâle du 5e stade de la 4e mue à la mue imaginale dans une strate herbacée dense (stations du type *c*).

Les deux larves n'ayant pu être expérimentées simultanément les résultats sont difficilement comparables. La femelle a été suivie au cours d'une période pluvieuse avec forte nébulosité et température relativement basse. C'est peut-être la raison pour laquelle les déplacements du mâle ont été nettement plus importants : 8,88 m de moyenne

par jour contre 6,60 m. A part cette exception et l'absence de différence dans le temps consacré à l'alimentation en rapport avec le sexe, les résultats obtenus au cours de l'expérience précédente sur stations du type *b* ont été confirmés à savoir :

a) *Faible ampleur des déplacements dans la strate herbacée* (cf. tableau nº 2).

b) *Forte valeur du rapport de la distance parcourue à la distance séparant en ligne droite points de départ et d'arrivée.*

Dans 5 parcours seulement sur 15 la direction du cheminement ne s'écartait pas de plus de 45º de la direction générale du vent. Même dans ces 5 cas, la forte valeur du rapport (1,40 à 2,42) montre qu'il s'agissait d'une simple convergence et non de l'expression d'un anémotactisme.

Les cheminements les plus tourmentés étaient enregistrés principalement durant les premiers et derniers jours du stade, c'est-à-dire aux périodes de plus faible activité. Comme au cours de l'expérience précédente les déplacements de plus grande ampleur étaient effectués, malgré l'épaisseur de la végétation, selon des tracés relativement rectilignes (parcours 4, fig. nº 8). Cette particularité n'a pu être rattachée à l'existence d'un stimulus quelconque déterminant le sens du parcours. Il semble que la direction suivie soit en rapport avec l'orientation de la larve au repos avant le commencement de la progression et par conséquent sous la dépendance des facteurs microclimatiques auxquels l'insecte au repos réagit par des changements de position. Cette interprétation paraît confirmée par le fait qu'une période d'immobilité d'une certaine durée était généralement suivie d'un changement d'orientation contribuant à donner au cheminement un profil en ligne brisée (parcours 5, fig. nº 8). Durant les périodes d'activité réduite, les moments d'immobilité relative au cours desquels se produisaient de nombreux changements de position étaient fréquents, prolongés et avaient pour effet d'augmenter la valeur du rapport de la distance parcourue au déplacement théorique. Les positions de l'insecte pouvant être multiples en raison des variations des conditions de milieu sur d'infimes surfaces, on conçoit que les déplacements s'effectuent comme au hasard.

Ainsi la configuration du cheminement sous couvert épais ne serait pas sous l'action directe de la densité de la végétation, mais plutôt sous la dépendance de l'activité individuelle, en rapport avec l'âge, et des conditions de température et d'hygrométrie.

c) *Progression maximale après midi.*

La variation des distances parcourues aux différentes heures de la journée était moins prononcée qu'au cours de l'expérience précédente. Toutefois la portion des cheminements couverte dans la soirée demeurait moins tourmentée.

d) Temps passé en position perchée plus élevé qu'en terrain découvert (cf. tableau n° 2).

L'influence de la nébulosité et de la température sur les mouvements verticaux a pu être entrevue les 11 et 12 juillet, jours au cours desquels se sont succédé une période d'insolation et une période de temps couvert. La position respective de ces deux périodes était inversée au cours des deux journées considérées. Le comportement de l'insecte observé est résumé ci-après.

Le 11 juillet au matin : temps chaud et ensoleillé.
Température sous abri, à 1,50 m :
7 h : 30 °C 8 h : 31,5 °C 10 h : 33 °C 12 h : 35 °C

	Immobilité au sol	Immobilité sur végétation
L'insecte demeure sur la végétation en position alternativement ensoleillée et ombragée jusqu'à 10 h	17 mn	2 h 23 mn
Surtout au sol et à l'ombre de 10 à 13 h 30 mn	1 h 57 mn	1 h 20 mn

Le 11 juillet après-midi : chute de pluie, temps couvert.
Température sous abri à 1,50 m :
14 h : 29,5 °C 16 h : 34 °C 17 h : 24 °C

	Immobilité au sol	Immobilité sur végétation
L'insecte demeure au sol et se nourrit faiblement (10 mn)	3 h 22 mn	24 mn

Le 12 juillet au matin : temps couvert.
Température sous abri à 1,50 m :
7 h : 26 °C 8 h : 27 °C 10 h : 30 °C 12 h : 32,5 °C

	Immobilité au sol	Immobilité sur végétation
L'insecte demeure au sol jusqu'à 10 h	2 h 16 mn	22 mn
Surtout sur la végétation de 10 h à 13 h	49 mn	1 h 54 mn

Le 12 juillet après-midi : temps clair.
Température sous abri à 1,50 m :
14 h : 33 °C 16 h : 33,5 °C 17 h : 33 °C

	Immobilité au sol	Immobilité sur végétation
L'insecte demeure sur la végétation et se nourrit activement (37 mn)	1 h 06 mn	2 h 31 mn

Ce comportement type n'a pu être dégagé de toutes les observations portant sur l'ensemble des insectes expérimentés sous des conditions voisines. Comme signalé précédemment les larves pouvaient trouver des valeurs de température identiques à des niveaux divers par temps ensoleillé. En conséquence, le temps passé au sol ou sur la végétation n'était pas nécessairement l'expression de leurs réactions aux variations de la température.

c) Temps consacré à l'alimentation moins élevé qu'en terrain découvert.

La moyenne horaire du temps consacré à l'alimentation était plus faible encore que sur les stations de type *b*. Cependant, cette diminution ne paraît être que la conséquence de la variation enregistrée du début à la fin du stade. On notait en effet une augmentation continue du temps consacré à l'alimentation jusqu'à la veille de la transformation imaginale où l'activité alimentaire était pratiquement nulle. Ces résultats sont en parfait accord avec ceux d'Ellis (1951), Davey (1954) et Chapman (1959).

Comportement comparé des larves de *Gastrimargus africanus* et de *Locusta migratoria*

A titre comparatif, le comportement d'une larve femelle de *Gastrimargus africanus* sauss., du stade V, a été suivi durant 3 jours au début du mois de juillet. L'expérimentation a été conduite sur une station du type *a* avec repousses d'environ 15 cm et espaces nus entre les touffes. Proportion de sol couvert : 40 % environ.

Les cheminements sont reconstitués à la figure n° 10 A. Par opposition avec les caractéristiques du comportement des larves de *Locusta*, les principales données d'observation peuvent se résumer ainsi que suit :

Les déplacements étaient moins importants et les cheminements plus tourmentés. Rapport de la distance couverte à la distance séparant en ligne droite départ et arrivée de 1,52 contre 1,08 chez *Locusta* évoluant en terrain découvert.

L'insecte demeurait immobile au sol durant de plus longues périodes : moyenne horaire 38 mn 22 s. Comme il est d'observation courante, les larves de *G. africanus* sont géophiles et ne quittent le substrat que durant les heures chaudes.

– Les déplacements consistaient en une progression très lente. Le saut n'intervenait qu'exceptionnellement au moment le plus chaud de la journée et sur les surfaces découvertes. Le cheminement n° 3 figure n° 10 A où sont représentés schématiquement (trait plein) les contours des touffes de végétation montre bien l'influence de leur répartition sur les déplacements. On remarquera qu'un seul arrêt avait lieu hors d'une touffe. Au départ l'insecte décrivait une circonférence complète en suivant avec exactitude la périphérie de la souche au pied de laquelle il avait été déposé.

Bien que ces constatations soient basées sur des observations trop peu nombreuses, il apparaît que les larves solitaires de *Locusta* sont nettement plus actives que celles d'un Acridoïde non grégaire appartenant au même groupe systématique. Les deux espèces sont par ailleurs très voisines morphologiquement et physiologiquement.

Elles présentent à l'état imaginal, la même faculté d'effectuer des déplacements de grande envergure à l'état isolé (DESCAMPS, 1961 *c*); la même faculté de mûrir leurs ovocytes en pleine saison sèche pourvu qu'elles aient la possibilité de se nourrir des jeunes repousses vertes

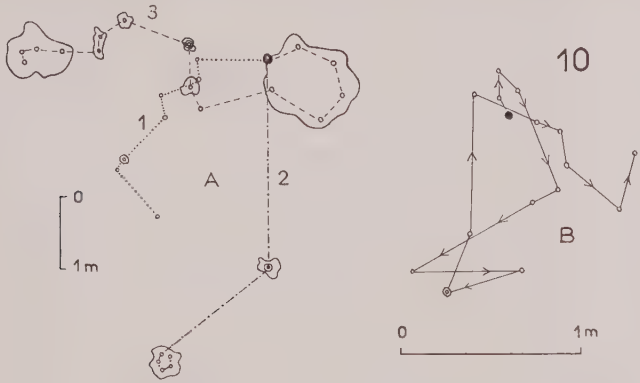


FIG. 10. — A. Représentation schématique des cheminements suivis par une larve V de *Gastrimargus africanus* SAUSS. en terrain découvert (stations du type *a*).

B. Exemple de cheminement suivi par une larve III de *Locusta* au sein d'une strate herbacée dense (stations du type *c*).

se développant après le passage des feux de brousse (DESCAMPS, 1961 *a*). L'excitabilité relative des larves solitaires de *Locusta* et leur aptitude à se déplacer sur des distances relativement grandes contribuent à différencier profondément le comportement des deux espèces à l'état larvaire.

Quelques considérations relatives au comportement des larves de la phase solitaire et de la phase grégaire

COMPORTEMENT SOLITAIRE ET GRÉGAIRE.

Il existe dans le comportement des larves d'Acridiens migrateurs des différences frappantes selon leur appartenance à la phase solitaire ou à la phase grégaire. Le groupement des insectes grégaires ou *congregans* rend leur observation relativement aisée. Le rythme de leur activité journalière a été maintes fois décrit (UVAROV, 1928; KENNEDY, 1939; ELLIS et ASHALL, 1957, etc.). Les larves de la phase solitaire sont par contre d'observation très malaisée. Cette difficulté jointe au fait que la connaissance de leur comportement ne revêt pas, en fonction d'opérations de destruction, un caractère de nécessité explique l'extrême rareté des travaux consacrés à son étude dans les conditions

naturelles. Cette disparité dans le volume de nos connaissances pourrait contribuer à accentuer des différences certes bien prononcées, mais non pas nécessairement fondamentales.

Le trait le plus marquant du comportement des larves grégaires réside dans leur excitabilité et leur activité qui, sous certaines conditions d'environnement (Ellis, 1951) se manifestent en particulier par une marche soutenue dans une direction déterminée. Par contre, les insectes de la phase solitaire à l'état larvaire passent la plus grande partie de leur temps immobiles au sol ou sur la végétation. Ils ne sont que très rarement observés en cours de déplacement sauf dans le cas d'une réaction de fuite provoquée par l'observateur en personne.

Il est parfois fait mention (Zolotarevsky et Lepiney, 1934; Kennedy, 1939; Chaboussou et *al.* 1948, etc.) de larves solitarispectes au sein de bandes d'insectes grégarigestes. Le plus souvent, les auteurs attirent l'attention sur le fait que le comportement de telles larves n'est pas identique à celui des éléments grégaires de l'ensemble dans lequel elles se trouvent accidentellement incluses. Cependant, l'aptitude des solitaires à couvrir des distances relativement grandes a été démontrée par Kennedy (1939). Au cours d'une série d'expériences effectuées dans la nature cet auteur a pu provoquer des parcours journaliers de plusieurs centaines de mètres, atteignant par conséquent l'ampleur des déplacements des larves grégaires. Les insectes expérimentés avaient été soustraits à leur habitat et placés dans un environnement différent. Toujours à la suite d'observations effectuées dans les conditions naturelles, Volkonsky (1942) en arrive à conclure que seul un écart d'ordre quantitatif sépare le comportement des insectes des deux phases. Michelmore (1934) ne met pas l'accent sur cette différenciation essentielle lorsqu'il laisse entendre que le comportement des larves dépend non pas tant de leur phase que de leur groupement. On sait de quelle façon les expérimentations en laboratoire d'Ellis (1951) sur des larves grégaires et des larves solitaires groupées sont venues s'inscrire dans le sens des conclusions de Volkonsky. Il est à présent bien établi que les larves solitaires sont capables de manifester leur activité par des déplacements à la marche, mais que dans des conditions identiques elles s'y adonnent de façon moins soutenue et avec une vitesse plus faible que les grégaires. Nous avons vu d'autre part que la faculté de déplacement semble plus prononcée chez *Locusta migratoria migratorioides* que chez les larves d'un autre représentant du groupe *Oedipodae: Gastrimargus africanus*. Cette constatation est à rapprocher des différences relevées par Ellis (1953 *a*) entre les tendances à l'agrégation sociale réalisées chez les larves de *Locusta* d'une part et celles d'*Anacridium* et *Cyrtacanthacris* d'autre part.

On peut cependant remarquer à la lecture des observations qui viennent d'être rapportées que dans bien des cas, mais non pas en

règle générale, les déplacements des larves expérimentées isolément peuvent s'interpréter en fonction de l'existence de facteurs défavorables. Comme dans les expériences de KENNEDY (1939), ces déplacements apparaissent principalement comme des manifestations de réactions à l'environnement. Il existe de ce fait plus qu'une différence quantitative entre cette forme d'activité et le phénomène de marche proprement dit observé chez les larves grégaires ou les larves solitaires groupées. Nous rejoignons ici les vues de KENNEDY suggérant que l'aptitude à la marche bien que réalisée chez l'insecte solitaire ne recevrait son plein épanouissement que chez l'insecte grégaire capable de réagir par des mouvements de compensation aux déplacements de ces voisins. Ces réactions étant dominantes au sein d'une bande alors que la larve solitaire isolée réagit exclusivement aux différents facteurs d'environnement, il en résulte, dans les conditions naturelles, un comportement essentiellement différent.

PROGRESSION DES LARVES SOLITAIRES.

Parmi les manifestations d'activité des larves expérimentées dans la vallée du Bani, il est nécessaire de différencier deux types bien distincts, l'activité alimentaire n'étant pas prise en considération. En premier lieu la progression rapide durant plusieurs secondes au cours desquelles l'insecte se déplaçait en ligne droite sur des distances relativement longues, de l'ordre de plusieurs mètres, en adoptant l'attitude caractéristique décrite par ELLIS (1951) : front perpendiculaire au sol, antennes érigées, ensemble du corps maintenu bien élevé au-dessus du substrat. Les déplacements de cette nature combinaient deux modes de locomotion : la marche et le saut. Ils étaient coupés d'arrêts de très courte durée à la suite desquels la progression reprenait dans la même direction. Cette forme de déplacement s'observait principalement en terrain découvert, parfois également, en fin de journée, dans la strate herbacée.

Le deuxième type d'activité semble correspondre, dans une certaine mesure, au « pottering » des auteurs anglais. Il s'agissait d'une progression lente où le saut n'intervenait que rarement. L'insecte se déplaçait ainsi sur de courtes distances (quelques décimètres). Les pauses étaient fréquentes, parfois d'une durée de quelques minutes au cours desquelles la larve s'alimentait légèrement ou demeurait immobile en situation ombragée ou ensoleillée. Après chacune d'elles la progression reprenait généralement dans une autre direction. Cette activité modérée faisait suite le plus souvent à une longue période d'immobilité. Elle précédait soit un nouvel état de quiescence, soit un brusque départ pour un déplacement rapide du type précédent. Elle était caractéristique du comportement des insectes évoluant sur végétation plus ou moins dense et s'observait également, en fin d'après midi, sur terrain découvert.

Qu'elle ait eu lieu en terrain nu ou au sein d'une strate herbacée assez dense, la progression n'était jamais très soutenue (cf. Ellis, 1951) la plus grande part de la distance parcourue étant couverte en un temps très court. Cependant, en terrain découvert, les sauts étaient plus fréquents et généralement de grande ampleur (0,15 à 0,25 m environ). Ils n'avaient de ce fait rien de commun avec les sauts répétés, réguliers et de faible amplitude observés, sous certaines conditions de température, au cours du déplacement d'une bande d'insectes grégaires (cf. Ellis, 1951). Ces considérations jointes au fait que les distances parcourues étaient nettement moins importantes dans un environnement plus favorable, où la progression rapide s'observait par ailleurs à un autre moment du jour, incitent à rattacher les déplacements d'assez grande ampleur observés sur les stations découvertes à l'existence de conditions extrêmes incompatibles avec l'état de quiescence (cf. Champman, 1955).

La recherche de la nourriture ne peut être mise en cause. Il en est de même des conditions d'humidité (cf. Key, 1936; Aziz, 1957). En effet, les expériences ont été conduites au cours d'une période où l'humidité relative de l'air se situait autour de valeurs moyennes. Elle peut être considérée, de ce point de vue, comme la plus favorable au développement des insectes. L'époque des premières pluies est celle de la plus grande rapidité d'évolution larvaire. C'est la seule (Descamps, 1961) au cours de laquelle les larves d'ascendance solitaire appartiennent, pour la grande majorité, à un cycle de développement à cinq stades lié à la réalisation d'excellentes conditions d'humidité. On est donc conduit à penser aux fortes valeurs de la température auxquelles les insectes étaient soumis du fait de l'insolation et des radiations réfléchies par le substrat. En l'absence de situation ombragée, la température interne des larves expérimentées se tenant au sol devait obligatoirement atteindre et dépasser rapidement 40 °C. C'est au-dessus de cette valeur que l'existence d'une très forte thermokinesis positive a été démontrée par Kennedy (1939) chez les larves de *Schistocerca gregaria* puis par Chapman (1955) chez les larves de *Locusta migratoria migratorioides*.

Ainsi la progression de nos insectes sur terrain découvert diffère essentiellement du phénomène de marche observé chez les larves grégaires. Chez ces dernières, les déplacements soutenus, en groupe peuvent avoir lieu à des températures situées dans un champ assez vaste, mais cessent aux heures les plus chaudes du jour (Kennedy, 1939, 1945; Ashall et Ellis, 1957, etc.). Ellis (1951) a démontré par ailleurs que les conditions les plus favorables étaient réalisées entre 30 et 34 °C valeurs pouvant être considérées proches de l'optimum (Hamilton, 1936, 1950) pour le développement des larves du Criquet migrateur africain.

On peut citer pour renforcer la nécessité d'une telle différenciation

les résultats d'expériences de marquage effectuées en 1957 dans la région de Niafunké (partie septentrionale de l'aire grégarigène) au plus fort de la saison sèche (Descamps, 1961). Il était alors démontré que les larves solitaires évoluant sur végétation de riz couché et ayant ainsi la possibilité d'exploiter des valeurs de température diverses dans le plan vertical se déplaçaient beaucoup moins que les insectes expérimentés sur végétation érigée et desséchée. Dans ce cas particulier, les conditions d'humidité réalisées de part et d'autre étaient très différentes. Elles devaient de ce fait jouer un rôle en renforçant l'activité des insectes en station sèche (*cf.* Key, 1936: Aziz, 1957). Les données essentielles étaient cependant de même nature. Les déplacements relativement importants (de l'ordre de 100 m en 48 heures) observés alors sur végétation érigée et desséchée étaient inséparables des conditions extrêmes qui s'y trouvaient réalisées. Des expériences étaient entreprises au cours de la même année durant la saison des pluies (*op. cit.*) sur végétation verte du même type et par température modérée. Elles ne permettaient de détecter que des mouvements beaucoup moins étendus, de l'ordre de ceux enregistrés sur riz couché en saison sèche.

Ces déplacements de faible ampleur peuvent se rapprocher de ceux qui ont été observés en 1959 dans la vallée du Bani chez les insectes évoluant sur végétation dense. L'activité de ces derniers ne se rattachait apparemment à l'existence d'aucun facteur défavorable. La progression rapide dans ces conditions pouvait être déclenchée en réponse à divers stimuli de forte intensité. Dans le cas présent il s'agissait, selon toute vraisemblance, d'une diminution assez brusque de la température interne de l'insecte (Strelnikov, 1936 *in* Uvarov, 1948) soustrait à la radiation solaire. C'est un cas de thermokinesis négative (Kennedy, 1939). Ainsi donc il s'agit d'un phénomène commun aux insectes des deux phases. Il est de même nature que les déplacements individuels initiaux qui préludent aux déplacements soutenus des larves grégaires et constituent l'impulsion donnée aux réactions de compensation qui se traduisent par la marche soutenue.

Dans la nature, les larves solitaires sont capables de couvrir des distances relativement grandes. Cependant, pour que des déplacements importants se produisent effectivement, l'intervention de conditions de milieu défavorables semble indispensable. De telles conditions ne sont réalisées qu'exceptionnellement lors des principales périodes de reproduction sur les stations de l'aire grégarigène. Elles ne sont généralement rencontrées que par la fraction précoce ou attardée de la population larvaire.

Il apparaît ainsi illusoire de songer à intervenir de façon préventive contre une population de larves solitaires d'une densité jugée trop élevée et susceptible d'influer de façon positive sur le nombre des ailés au départ du prochain cycle de reproduction. L'application

d'un produit insecticide en couverture totale est impensable, son application en quadrillage serait inopérante.

Variation de l'activité larvaire avec le stade.

Les différences considérables d'activité des larves en rapport avec le stade constituent l'un des points essentiels se dégageant des observations rapportées dans les précédents chapitres. La chose n'est pas nouvelle et peut se rattacher dans une certaine mesure, aux déplacements observés, à partir d'un certain stade, des plages dénudées (sites d'oviposition) vers les plages de végétation plus ou moins dense (Burnett, 1951; Dempster, 1957). Kennedy (1939) fait également état de l'activité réduite des larves de *Schistocerca* des deux premiers stades par opposition à celle des stades ultérieurs. Il mentionne que les insectes les plus jeunes se rencontrent généralement à proximité de sites favorables à l'oviposition. Ces différences se traduisent pratiquement par une grande facilité de récolte des larves du stade I malgré leur petite taille et leur homochromie avec le substrat. Les insectes plus âgés sont d'observation moins aisée. Ainsi le passage d'une fraction importante d'une population larvaire donnée dans les stades IV et V semble se traduire par une diminution numérique importante. Il ne s'agit en fait que d'une simple dispersion. Le dynamisme des insectes parvenus au stade ailé contribue à renforcer cette impression (Remaudière, 1954; Davey, 1955; Descamps, 1961).

Comme illustration à ce changement catégorique on peut mentionner une observation particulièrement frappante effectuée en 1959 à l'époque de la décrue dans la plaine de Ban Markala (vallée du Bani). A la mi-janvier, la répartition des insectes, appartenant alors en majorité aux trois premiers stades, était discontinue. Si des isolés pouvaient s'observer un peu partout (moins de 1 insecte pour 10 m^2 à moins de 1 pour 100 m^2) ils constituaient, sous le couvert des arbres (*Mitragyna inermis*) parsemant la plaine, de petites taches où il était aisé de les observer à raison de 1 à 3 exemplaires au mètre carré. Début février, alors que les larves étaient passées dans les stades IV et V et qu'aucun ailé n'avait encore fait son apparition, ces surfaces étaient devenues désertes. Il faut mentionner cependant que la dispersion avait dû être favorisée par la dessiccation.

Toutes les manifestations d'activité observées chez les larves expérimentées appartenant aux stades I et III peuvent se ranger dans la seconde catégorie précédemment définie. La progression rapide sur des distances relativement grandes n'a été notée qu'au cours des deux derniers stades et en particulier le cinquième. On ne relève pas de variation aussi nette dans le phénomène de marche chez les insectes grégaires. Ellis (1951) mentionne au contraire que la marche n'est pas la propriété d'un stade particulier et que toutes les larves soumises aux mêmes conditions s'y adonnent quel que soit

leur stade. Il a été établi d'autre part (Ellis et Ashall, 1957) que la vitesse de déplacement des larves I est égale et parfois supérieure à celle des insectes appartenant aux stades ultérieurs. Cette variation avec l'état de développement vient s'ajouter aux constatations précédemment rapportées tendant à différencier de façon essentielle le comportement des insectes en rapport avec leur appartenance à l'une ou l'autre phase. Non seulement les déplacements sur de grandes distances ne sont pas conditionnés par des réactions de même nature, mais ils sont limités, dans le cas des solitaires, à une fraction bien déterminée de la vie larvaire.

Déplacements et grégarisation.

L'inertie des larves à la suite de l'éclosion a pour conséquence la stabilité de la répartition initiale des insectes. Celle-ci se trouve, jusqu'à un stade avancé, sous l'étroite dépendance de la distribution des oothèques. Seules les larves des deux derniers stades sont capables d'apporter quelques changements à cet état de choses. Cependant, leurs déplacements ne deviennent appréciables que sous des conditions de milieu défavorables. Ils ne peuvent donc, en pratique, avoir d'effet sensible sur la répartition, que dans le cas d'un environnement discontinu. Cette condition se trouve partiellement réalisée sur les stations de l'aire grégarigène au cours de deux périodes annuelles : au début de la saison des pluies et à la décrue.

Au début des pluies, l'environnement est discontinu du fait des feux de brousse de la saison sèche précédente. La croissance de la végétation n'est pas assez rapide pour avoir fait disparaître à l'époque d'apparition des larves (Remaudière, 1954; Descamps, 1961) le contraste existant entre les îlots non brûlés et les surfaces incendiées. Les facteurs en cause sont la température et la répartition des refuges susceptibles d'être exploités par les insectes. Les populations d'ailés sont alors parvenues, en raison des pertes subies durant la saison sèche, à leur minimum annuel. Elles ne peuvent donner naissance qu'à un nombre très faible de larves chez lesquelles la grégarisation ne risque pas de se produire. Les pontes sont principalement déposées en bordure des plages non brûlées (Descamps, 1961, 1961 *a*). Les larves IV et V provenant d'oothèques faisant exception à cette règle n'ont que très peu de chances de rencontrer un îlot susceptible de les retenir. Aucune concentration importante ne peut être réalisée en raison du petit nombre de larves et de la dispersion des refuges.

Le volume des populations d'ailés au départ de la reproduction n'est pas susceptible de variations interannuelles de nature à modifier ce schéma général. Les destructions massives intervenant en saison sèche relèvent de l'action des prédateurs et de la mortalité climatique qui éliminent régulièrement le même pourcentage d'insectes. La variation du nombre des rescapés en rapport avec le volume de la

population initiale ne peut avoir d'influence sur l'évolution ultérieure qu'à une certaine échéance en accroissant ou minimisant les chances d'apparition de bandes primitives à la fin du cycle annuel de reproduction.

L'environnement peut être également discontinu à l'époque de la décrue du fait de l'existence de bas-fonds s'asséchant lentement ou de plages de végétation couchée constituant un écran contre les radiations solaires et retardant la dessiccation. Le facteur en cause est généralement l'humidité. Il ne semble pouvoir agir dans le sens d'un groupement des insectes que de façon exceptionnelle. Nous avons pu observer un tel phénomène à deux reprises. Dans le premier cas, la concentration des larves sur riz couché était notée dans une région à décrue tardive (nord du lac Débo). La dessiccation du sol et de la végétation affectait, en raison de l'époque avancée, une allure beaucoup plus rapide que dans les régions situées plus au sud. Or, c'est dans ces dernières, où la décrue est amorcée environ trois mois plus tôt, qu'apparaissent normalement les bandes primitives. Dans le second cas, il s'agissait d'une station située de part et d'autre d'une dépression longitudinale. L'assèchement avait eu pour effet de réaliser, du fait de la dénivellation, un contraste très marqué entre les sites d'oviposition situés en hauteur et les surfaces situées à très faible distance en contrebas. A la suite de déplacements vraisemblablement progressifs en sens opposé les insectes s'étaient retrouvés groupés au centre de la dépression en voie d'assèchement. Il s'agissait encore de conditions assez exceptionnelles pour la région. L'errance des larves appartenant aux derniers stades semble devoir agir surtout dans le sens de la dispersion.

On peut donc considérer qu'en règle générale et quelle que soit la densité de population, les larves solitaires ne sont jamais aussi groupées qu'au cours des premiers stades. La répartition des oothèques constitue de ce fait le facteur essentiel dans l'apparition des premières manifestations du grégarisme. L'inertie relative des jeunes larves qui sont susceptibles de devenir très rapidement sensibilisées à leur environnement social (cf. Ellis, 1953) est très favorable à l'agrégation des insectes. Ils réagissent aux mêmes facteurs du milieu sur les sites d'oviposition où la nature de la végétation est généralement propice aux rencontres, dont les chances sont augmentées par l'irrégularité des cheminements. On conçoit que de telles manifestations puissent prendre naissance à partir d'un très petit nombre d'oothèques réunies sur une petite surface. C'est en fait ce qui se produit fréquemment donnant naissance à de très petites bandes primitives (taches) qui très souvent se dispersent et disparaissent après quelque temps. Ceci semble dû au fait que les insectes pénètrent au hasard de leurs déplacements, comme le font les larves solitaires des stades IV et V, dans des associations (1) végétales plus denses (cf. Kennedy, 1939).

En raison des dimensions très réduites de ces taches où l'instinct grégaire des larves n'a pas atteint un très haut degré de réalisation, les insectes perdent rapidement contact et retournent à l'état isolé. Comme dans le cas de larves solitaires quittant les sites d'oviposition il s'agit d'une dispersion avec diminution apparente de la population. Cette dispersion est telle qu'il est parfois très difficile de retrouver quelques rares éléments isolés reconnaissables à leur pigmentation.

La rapidité d'évolution de ce processus est encore accentuée par le fait que ces taches sont souvent de constitution hétérogène. La longue durée de l'inertie des larves solitaires jointe à leur rapidité de sensibilisation (Ellis, 1953) permet l'agrégation d'insectes appartenant à des stades différents. Ceux-ci peuvent provenir de pontes déposées au cours d'une période d'une quinzaine de jours. L'échelonnement des mues contribue à éclaircir les rangs de telles formations, du fait de la diminution d'activité en fin de stade d'une partie seulement de leurs composants. Pour que le processus de grégarisation puisse se poursuivre et s'intensifier tout au long de la vie larvaire, il apparaît donc indispensable d'avoir au départ un important dépôt de pontes en un endroit donné ou sous forme de petits îlots suffisamment rapprochés pour que les taches qui en résultent aient des chances de fusionner et par le fait de renforcer leur cohésion.

Ainsi, des bandes primitives peuvent apparaître très fréquemment sur le territoire de l'aire grégarigène, il est en fait possible d'en observer en petit nombre presque annuellement. Elles sont bien souvent condamnées dès le départ à la dissociation avant la fin de la vie larvaire. De plus, apparaissant d'une façon générale, à l'époque de la décrue, les insectes ailés qui en résultent n'ayant pas le comportement grégaire sont voués à être décimés en très forte proportion par régulation naturelle au cours de la saison sèche. Il apparaît donc inutile d'intervenir en vue de procéder à la destruction de telles bandes qui en regard du cycle de reproduction suivant revêtent moins d'importance qu'une forte population de larves solitaires sur une grande surface. Dans cette dernière éventualité le nombre d'ailés susceptibles de passer la période défavorable de saison sèche risque d'être plus élevé.

Déplacement en ligne droite.

Comme chez les insectes grégaires, la progression rapide des larves expérimentées s'effectuait en ligne droite. Ce caractère était aussi nettement extériorisé au sein d'une végétation dense et uniforme qu'en terrain découvert. Sur une station de ce dernier type, la rectitude des cheminements pourrait s'expliquer par l'influence directrice du vent. Un organe de perception des mouvements de l'atmosphère

(1) Le terme association est employé ici selon l'acception de H. del Villar (*Geobotanica Coleccion Labor*, 1929).

a été décrit chez les ailés par Weis-Fogh (1949). Il est possible qu'un tel dispositif soit réalisé chez les larves des stades III à V, les seules chez lesquelles aient été détectées des réactions d'anémotactisme positif. Des observations de même nature sur des larves *solitaria* et *dissocians* de *Schistocerca* appartenant aux mêmes stades sont rapportées par Kennedy (1939). L'action du vent sur les déplacements des larves solitaires de *Locusta* a été également abordée par Descamps (1961) mais les résultats apparemment contradictoires obtenus à diverses périodes de l'année sous des conditions différentes d'environnement conduisent à penser à l'action prédominante d'autres facteurs tels que l'humidité (cf. Key, 1936; Aziz, 1957) ou la végétation (cf. Dempster, 1955).

Les données relatives au sens de progression des larves grégaires par rapport au vent sont beaucoup plus nombreuses mais non concluantes et parfois même contradictoires. Kennedy (1945) en vient à n'accorder à la turbulence de l'atmosphère qu'une action des plus limitées après avoir constaté chez les bandes observées une légère tendance à se mouvoir sous le vent. Ellis et Ashall (1957) font mention de la même tendance mais signalent de très nombreuses exceptions et rapportent l'observation de bandes se déplaçant à contre-vent. Enfin, en ce qui concerne *Nomadacris septemfasciata* les observations de Burnett (1951) et Chapman (1959) s'accordent pour reconnaître une prédominance des déplacements sous le vent.

Cependant, le problème du sens de la progression semble se poser différemment chez les larves solitaires en raison de leur seuil d'activité plus élevé et des profondes différences affectant leur comportement. L'activité de ces insectes étant nettement moins prononcée, les déplacements, en relation avec les conditions d'environnement, n'interviendraient, ainsi que c'était le cas lors de nos observations, que par vent faible permettant toujours la progression en direction opposée. Chez les grégaires, au contraire, du fait des réactions interindividuelles, l'activité de marche serait susceptible d'être déclenchée ou maintenue sous des conditions moins favorables à la progression. Des déplacements pourraient ainsi être observés sous des conditions d'anémométrie supérieure à la vitesse propre des insectes ce qui aurait pour effet de les forcer à se déplacer sous le vent. Des changements de direction sous l'effet de fortes bourrasques avec réorientation à 180° par rapport au cheminement antérieur ont été observés chez les larves de *Schistocerca* (Ellis et Ashall, 1957).

Dans le cas des larves évoluant au sein d'une végétation herbacée dense où la turbulence de l'atmosphère est réduite et où les courants acquièrent une grande complexité les réactions d'anémotactisme ne peuvent rendre compte de la progression en ligne droite.

La rectitude des déplacements et la permanence de la direction chez les larves grégaires ont été expliquées (Kennedy, 1945) par

l'action combinée de deux mécanismes : l'inertie grégaire et la réaction au compas lumineux. Dans le cas d'une larve solitaire soustraite à l'action du vent, les fractions de droite de son cheminement peuvent également s'expliquer par l'intervention d'une réaction du même type. L'insecte ayant fixé, au départ, dans ses ommatidies une certaine valeur pour l'angle que réalisent les rayons lumineux avec l'axe de son corps aurait tendance à maintenir le même angle tout au long du déplacement. Au cours des fréquentes pauses principalement observées en terrain couvert, l'insecte se nourrissant ou réagissant aux diverses conditions de milieu est amené à faire de nombreux mouvements. Il deviendrait de ce fait rapidement accoutumé à une nouvelle valeur de cet angle. La position de la larve lors d'un nouveau départ ne pouvant recevoir du fait de son isolement aucun correctif serait ainsi déterminante de la direction suivie.

Variation de l'activité avec l'age dans le stade.

Les observations portant sur toute la durée d'un stade et permettant de juger de la variation de l'activité en rapport avec l'âge sont peu étoffées. Les difficultés rencontrées pour leur réalisation incitent cependant à faire la comparaison de ces quelques données, si maigres soient-elles, avec les résultats obtenus par ailleurs chez les insectes grégaires.

La variation d'activité des larves solitaires au cours du 5^{e} stade est très accusée. Chez les grégaires également, Ellis (1951) a prouvé l'existence d'une variation très nette en rapport avec l'âge des sujets expérimentés. Cependant, des différences sensibles peuvent ici encore être relevées entre le comportement des insectes de l'une et l'autre phase. Chez les larves grégaires expérimentées par Ellis (*op. cit.*) l'activité déjà forte au cours du 1er jour suivant la mue atteint son maximum dès le 2^{e} jour puis décroît progressivement, tout en se maintenant à un niveau assez élevé durant la seconde moitié du stade. Chez les solitaires observées dans les conditions naturelles, l'activité demeure faible durant les premiers jours pour ne parvenir à son maximum qu'au milieu du stade et diminuer ensuite brusquement. Cette différence est bien dans la ligne de ce que nous connaissons sur les caractéristiques du comportement des insectes de l'une et l'autre phase (cf. Kennedy, 1939). L'activité des solitaires en rapport avec les conditions d'environnement se situe à un niveau plus élevé; du fait de leur isolement et de leur irritabilité moindre, elle accuse avec l'augmentation du facteur en cause un certain retard par rapport à l'autre phase.

Les réactions parasociales des insectes grégaires ont pour effet d'augmenter l'activité, d'en hâter et d'en prolonger les manifestations. Les déplacements de grande ampleur s'effectuent sous des conditions de milieu nullement extrêmes, ils se produisent dès les premiers stades

et au cours du stade considéré dès les premiers jours suivant la mue. Au contraire, les déplacements des larves solitaires sont souvent liés à l'existence de conditions extrêmes, ils n'acquièrent une certaine importance qu'au cours des derniers stades et à un âge avancé au cours du stade considéré.

Conclusions

Le comportement de larves typiquement solitaires, de *Locusta migratoria migratorioides* R. et F., issues de parents solitaires ayant vécu en densité de population infime (0,1 insecte pour 100 pas), a été suivi et minuté, pendant 2 mois, du 15 mai au 15 juillet 1959, dans une plaine de la vallée du Bani (partie méridionale de l'aire grégarigène du Criquet migrateur africain sur le Niger). Des observations ont été effectuées sur des stations de trois types : en terrain découvert, sur végétation assez dense avec petites plages de sol nu et sur végétation couvrant presque la totalité du substrat.

Les larves se nourrissent à tout moment de la journée et le temps consacré à l'alimentation est nettement plus important chez les insectes soumis à l'insolation continue.

Les larves du 1er stade (larves I) se déplacent très peu et ne semblent pas anémotactiques. A ce stade, l'errance ne modifie pas de façon sensible la répartition des insectes qui est l'expression de la distribution des oothèques. Les lieux de récolte peuvent être considérés comme sites d'oviposition.

L'ampleur des déplacements augmente légèrement mais demeure faible au cours du 3e stade (larves III). Les larves III sont positivement anémotactiques. L'influence du vent étant annihilée dès que la strate herbacée devient suffisamment dense et développée, les insectes y évoluent comme au hasard. Leur activité n'est pas de nature à modifier sensiblement soit par dispersion, soit par concentration, les effets de la distribution des oothèques sur la répartition des larves.

L'augmentation de la distance couverte en 24 heures devient appréciable au cours du 4e stade (larves IV) et très forte au cours du 5e (larves V) sans que la fraction de temps consacrée journellement aux déplacements subisse pour autant de sensibles modifications.

L'errance des larves V est en relation (au moins indirecte) avec la densité de la strate herbacée. Les plus grands déplacements s'effectuent en terrain découvert où le rapport de la distance réellement parcourue à la distance séparant en ligne droite, départ et arrivée (déplacement théorique) est voisin de 1. Sur végétation dense, la valeur de ce même rapport varie de 1,5 à 2,5 selon l'épaisseur du couvert et l'âge dans le stade.

Cette différence paraît essentiellement liée au facteur température. Les insectes réagissent par thermokinesis positive aux fortes valeurs qu'atteint rapidement leur température interne sur un terrain décou-

vert. La strate herbacée leur permet au contraire de trouver sur des surfaces restreintes des conditions favorables à l'état de quiescence.

Sur sol nu, la plus grande partie de la distance parcourue est couverte le matin. Sur végétation dense, les déplacements effectués en cours d'après-midi sont au moins égaux ou le plus souvent supérieurs à ceux réalisés dans le courant de la matinée. L'augmentation rapide de la température interne le matin sur terrain découvert et, inversement, la diminution plus brusque sous le couvert végétal au cours de la soirée pour des insectes soustraits à l'action de la radiation solaire, sont supposées en être les raisons.

L'errance des larves V présente de grandes variations en rapport avec l'âge du sujet considéré. Sur végétation dense, les déplacements d'abord faibles passent par un maximum vers le 4^{e} ou 5^{e} jour suivant la mue puis diminuent brusquement. Cette modalité de comportement réduit considérablement la distance totale susceptible d'être parcourue au cours du stade. Ces variations n'ont pu être étudiées sur terrain découvert.

Entre deux arrêts consécutifs, les insectes progressent toujours en ligne droite quelles que soient l'épaisseur de la végétation et la longueur du déplacement.

La direction suivie au sein de la strate herbacée semble être en rapport avec l'orientation de la larve au repos et par conséquent, sous la dépendance des mouvements spontanés ou des facteurs microclimatiques et nécessités d'ordre physiologique auxquels l'insecte réagit par des changements de position.

Chez les insectes peu ou moyennement actifs, telles les larves V jeunes ou âgées, les parcours sont tourmentés. Chez les individus actifs, telles les larves V à mi-stade, le cheminement de configuration plus simple se compose de fragments de droites d'assez grande longueur.

Seules les larves V (dans une certaine mesure peut-être également les larves IV) sont susceptibles d'apporter de sensibles modifications à la répartition des insectes lors de l'éclosion.

Leur action ne semble pouvoir jouer que dans le sens de la dispersion. La concentration active des insectes à l'état larvaire parfois observée (groupement sur végétation couchée) ne semble pouvoir se produire que de façon exceptionnelle dans les conditions de l'aire grégarigène sur le Niger. En règle générale, les larves n'étant jamais aussi groupées qu'au cours des premiers stades, la concentration des ailés et le groupement de leurs pontes sont les facteurs essentiels pour la constitution des bandes primitives.

L'agrégation des insectes et leur sensibilisation mutuelle aux réactions individuelles doivent se produire au cours des trois premiers stades.

En raison des déplacements faibles et sans direction définie au

cours de cette période une première ébauche de comportement grégaire peut prendre naissance, ce qui s'observe fréquemment, à partir d'un petit nombre d'oothèques réunies sur une surface réduite. La dispersion sera favorisée par le changement de comportement au cours des stades IV et V.

Pour prévenir ce changement et donner le pas aux réactions interindividuelles sur les réactions à l'environnement, il est nécessaire que le comportement grégaire soit fortement imprimé au sein d'un ensemble d'insectes suffisamment important pour qu'il puisse maintenir sa cohésion, malgré l'action des facteurs favorisant la dispersion. Il semble donc qu'il faille, au départ, une accumulation d'oothèques importante ou une juxtaposition de petits groupes sur une surface restreinte de telle sorte que la réunion des insectes puisse être réalisée au cours des premiers stades.

En raison de l'activité réduite des larves isolées chez lesquelles des déplacements d'une certaine ampleur ne sont enregistrés qu'au cours de périodes limitées des stades IV et V, il est impossible de songer à l'application d'un insecticide par la méthode de quadrillage sur une forte population de larves solitaires en vue de réduire les effectifs au départ de la prochaine période de reproduction.

SUMMARY

Solitary larvae of *Locusta migratoria migratorioides* R. & F. were under observation for two months on three types of stations on the Niger which are outbreak areas. From the observations made, some aspects of their behaviour when in the isolated state were brought to light, ie :

— The small scope of their wanderings for insects of the three first stages. The increase of their wanderings in the course of the two last stages.

– The greater scope of their displacements on overgrown ground where the relation between the distance covered and the distance between the point of departure and of arrival, in a straight line, is in the neighbourhood of 1.5 to 2.5 in the herbaceous layers.

— The variations in the wanderings of larvae V in relation to their age in the stage.

— The straightness of the progression between two consecutive stops, whatever the thickness of the vegetation and the length of distance covered.

The following conclusions were drawn :

1° Larvae V alone, are likely to bring noticeable alterations to the initial distribution of the insects at the time of hatching.

2° Aggregation and mutual sensitization to individual reactions must probably take place in the course of the first three stages.

3° The distribution of the ootheca is the primary factor in advent of the primitive gregariousness.

After stating and interpreting the facts that have been observed, the principal aspects of the behaviour of solitary and gregarious larvae are discussed under the following headings : solitary and gregarious behaviour; progression of solitary larvae; variations in the activity of the larvae according to the stage; displacements and onset of gregariousness; displacements in a straight line; variation of activity according to age in the stage.

BIBLIOGRAPHIE

AZIZ, S. A. — 1957. The reactions of the Desert Locust *Schistocerca gregaria* (FORSK.), (*Orthoptera, Acrididae*) to physical factors with special reference to relative humidity. — *Bull. ent. Res.*, **48** (3), 515-531.

BURNETT, G. F. — 1951. Field observations on the behaviour of the Red Locust (*Nomadacris septemfasciata* SERVILLE) in the solitary phase. — *Anti-Locust Bull.*, (8), 36 p.

CHABOUSSOU, F., R. ROEHRICH & R. PONS. — 1948. L'invasion du Criquet migrateur (*Locusta migratoria* L.) dans les Landes de Gascogne en 1947. — *C. R. Acad. Agric. France*, 5 p.

CHAPMAN, R. F. — 1955. Some temperature response of nymphs of *Locusta migratoria migratorioides* R. & F. with special reference to aggregation. — *Journ. exp. Biol.*, **32** (1), 126-139.

— 1957. Observations on the feeding of adults of the Red Locust (*Nomadacris septemfasciata* SERVILLE). — *Brit. Journ. anim. Behav.*, Huntingdon, V (2), 60-75.

— 1959. Field observations on the behaviour of hoppers of the Red Locust (*Nomadacris septemfasciata* SERVILLE). — *Anti-Locust Bull.*, (33), 51 p.

DAVEY, J. T. — 1955. A preliminary note on seasonal movements of the African Migratory Locust in the solitary phase. — *Locusta*, Nogent-sur-Marne, (3), 14 p.

DAVEY, P. M. — 1954. Quantities of food eaten by the Desert Locust *Schistocerca gregaria* FORSK. in relation to growth. — *Bull. ent. Res.*, **45**, 539-551.

DEMPSTER, J. P. — 1955. Factors influencing small scale movements of some British Grasshoppers. — *Proc. R. ent. Soc. Lond.*, (A) **30**, 145-150.

— 1957. The population dynamics of the Maroccan Locust (*Dociostaurus maroccanus* THUNBERG) in Cyprus. — *Anti-Locust Bull.*, (27), 60 p.

DESCAMPS, M. — 1961. Comportement du Criquet migrateur africain (*Locusta migratoria migratorioides* R. & F.) en 1957 dans la partie septentrionale de son aire de grégarisation sur le Niger (région de Niafunké). — *Locusta*, Nogent-sur-Marne, (8), (*sous presse*).

— 1961 *a*. — Étude écologique du Criquet migrateur africain (*Locusta migratoria migratorioides* R. & F.) en 1959 dans la partie méridionale de son aire de grégarisation sur le Niger (vallée du Bani). — *En préparation*.

— 1961 *b*. Le cycle biologique de *Gastrimargus nigericus* UV. dans la vallée du Bani (Mali). — *Rev. Path. vég., Ent. agr. Fr.*, **40** (3), 187-199.

ELLIS, P. A. — 1951. The marching behaviour of hoppers of the African migratory Locust (*Locusta migratoria migratorioides* R. & F.) in the Laboratory. — *Anti-Locust Bull.*, (7), 46 p.

— 1953. The gregarious behaviour of marching *Locusta migratoria migratorioides* R. & F. hoppers. — *J. exp. Biol.*, **30** (2), 214-234.

— 1953 *a*. Social aggregation and gregarious behaviour in hoppers of *Locusta migratoria migratorioides* R. & F. — *Behaviour*, **5**, 225-260.

ELLIS, P. E. & C. ASHALL. — 1957. Field studies on diurnal behaviour movement and aggregation in the Desert Locust. — *Anti-Locust Bull.*, (25), 94 p.

HAMILTON, A. G. — 1936. The relation of humidity and temperature to the development of three species of African Locusts : *Locusta migratoria migratorioides* R. & F., *Schistocerca gregaria* FORSK., *Nomadacris septemfasciata* SERV. — *Trans. R. ent. Soc.*, **85**, 1-60.

— 1950. Further studies on the relation of humidity and temperature to the development of two species of African Locusts : *Locusta migratoria migratorioides* R. & F. and *Schistocerca gregaria* FORSK. — *Trans. R. ent. Soc.*, **101**, 1-58.

HUSAIN, M. A. & C. B. MATHUR. — 1936. Studies on *Schistocerca gregaria* FORSK., III. Why Locusts eat wool : A study in the hydromania of *Schistocerca gregaria* FORSK. — *Ind. Journ. agr. Sci.*, **6** (2), 263-267.

Kennedy, J. S. — 1939. The behaviour of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* forsk.) (Orthopt.) in an outbreak centre. — *Trans. R. ent. Soc.*, **89**, (10), 385-542.

— 1945. Observations on the mass migration of Desert Locust hoppers. — *Trans. R. ent. Soc.*, **95**, 247-262.

Key, K. L. M. — 1936. Experimental studies on locomotor activity in *Locusta migratoria migratorioides* r. & f. — *Bull. ent. Res.*, **27**, 399-422.

Michelmore, A. P. G. — 1937. Migration and the factors inducing it with regard to all phases, and the methods of their study, with special reference to the type of meteorological maps likely to be of assistance. — *Proc. 3rd int. Loc. Conf.*, London, 73-77.

Millot, J. & M. Fontaine. — 1937. Études physiologiques sur les Orthoptères. I. La teneur en eau du Criquet pélerin adulte. — *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. N.*, **28**, 412-418.

Remaudière, G. — 1954. Étude écologique de *Locusta migratoria migratorioides* r. & f. (*Ort. Acrididae*) dans la zone d'inondation du Niger en 1950. — *Locusta*, Nogent-sur-Marne, (2), 248 p.

Uvarov, B. P. — 1928. Locust and grasshoppers. A handbook for their study and control. — *Imp. Inst. Ent.*, London, 352 p.

— 1948. Recent advances in acridology : anatomy and physiology of *Acrididae*. — *Anti-Locust Bull.*, (1), 75 p.

Volkonsky, M. — 1942. Observations sur le comportement du Criquet pélerin (*Schistocerca gregaria* forsk.) dans le Sahara anglo-nigérien. — *Arch. Inst. Past. Alg.*, **20** (3), 237-247.

Weis-Fogh, T. — 1949. An aerodynamic sense organ stimulating flight in Locusts. — *Nature*, **164**, 873-874.

Zolotarevsky, B. N. & J. Lepiney. — 1934. Note préliminaire sur *Schistocerca gregaria* forsk. dans le nord-ouest du Soudan français. — *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. N.*, **25**, 61-70.

(*Direction des Recherches de l'Organisation Internationale contre le Criquet migrateur africain, Nogent-sur-Marne.*)

LE CYCLE BIOLOGIQUE DE *GASTRIMARGUS NIGERICUS* UV. (*ORTH. ACRIDIDAE*) DANS LA VALLÉE DU BANI (MALI)

PAR

M. DESCAMPS

Avant d'exposer les résultats des observations effectuées sur *Gastrimargus nigericus* UV. en 1959 dans la vallée inférieure du Bani (partie méridionale de l'aire grégarigène du Criquet migrateur africain sur le Niger), il paraît utile de résumer brièvement ce que nous connaissons sur sa répartition géographique. En effet, des migrations saisonnières interviennent très vraisemblablement entre les différentes parties de l'aire d'habitat de cette espèce. Bien qu'aucune preuve directe n'en ait été fournie, il est impossible de relier entre elles les différentes données d'observation sans avoir recours à cette hypothèse.

Répartition géographique et données bibliographiques concernant la biologie de l'espèce

Gastrimargus nigericus a été signalé de Nigeria, Sierra Leone, Gold Coast, Cameroun et Soudan français. JOHNSTON dans son « Catalogue of African Grasshoppers » s'interroge sur l'origine d'échantillons portant provenance d'Éthiopie.

L'espèce a été décrite (UVAROV, 1926) d'après un exemplaire provenant du Nord Nigeria : Azare. GOLDING (1948) la signale, toujours au Nigeria, des zones de climat soudanien et même sahélien : Kalkala, ainsi que de la zone guinéenne : Ibadan, Abraka. Il la mentionne comme largement répandue mais rare, spécialement dans le sud. Ses captures ont été effectuées d'une part en juin et juillet tant sur les stations du sud que sur celles du nord et d'autre part (3 exemplaires) en novembre-décembre dans la région sud. L'auteur suggère la possibilité d'une longue diapause embryonnaire dans la partie nord de l'aire de répartition au Nigeria.

DESCAMPS (1953) note la présence de l'espèce dans la vallée de la Bénoué et dans la vallée du Logone (Cameroun) entre 10 et 11° de

REVUE DE PATHOLOGIE VÉGÉTALE
ET D'ENTOMOLOGIE AGRICOLE DE FRANCE
T. XL – N° 3 – JUILLET-SEPTEMBRE 1961

latitude nord. Ses récoltes ont été également effectuées au cours de deux périodes bien distinctes, d'une part en juin et juillet, mois au cours desquels des pontes étaient observées et d'autre part en octobre : insectes immatures.

Davey, Descamps & Demange (1959) signalent des captures au cours des deux mêmes périodes annuelles : juillet et octobre-novembre dans les régions sahéliennes bordant à l'est et à l'ouest la zone d'inondation du moyen Niger. Ils mentionnent la rareté relative de l'espèce.

Enfin, nous avons eu la possibilité de faire quelques récoltes dans la région de Niafunké par 16° de latitude nord au début de la saison des pluies (juillet 1957 et 1958). Les insectes y étaient très rares et durant deux années d'observations ne pouvaient être retrouvés au cours d'aucun autre mois. Il faut noter que la présence de l'espèce à la latitude de Niafunké est à mettre en rapport avec l'existence des zones inondables par les eaux du Niger. Il semble bien d'ailleurs, d'après les données ayant pu être recueillies dans la vallée du Bani, que la présence de quelques insectes à ces latitudes soit le résultat d'un déplacement saisonnier. Il est peu probable que les conditions climatiques puissent y permettre l'évolution d'un cycle complet de l'œuf à l'imago.

En résumé l'espèce se rencontre à travers la portion ouest du continent africain sur une aire très vaste, allant de la forêt guinéenne à la zone sahélienne. Malheureusement nous possédons très peu de données relatives à la partie sud de cette aire de répartition.

Observations sur les insectes peuplant la vallée du Bani au début de la saison des pluies

Répartition des ailés.

Des prospections quotidiennes ont été effectuées durant la saison sèche de début janvier à fin avril 1959 sur le tronçon de la vallée du Bani s'étendant du village de Douna à la ville de San. Tout au long de cette période, une équipe de trois prospecteurs a parcouru les plaines inondables et les différents types de stations des clairières de la savane soudanienne environnante (pour la description des stations cf. Descamps, 1961 *a*). Ces prospections avaient pour but de dresser l'inventaire des espèces d'Acridiens passant la saison sèche à l'état imaginal. Aucun exemplaire de *G. nigericus*, tant à l'état larvaire qu'à l'état d'imago n'était observé avant le 21 avril. A cette date, un ailé mâle était capturé dans la plaine de Zangoula sur une station à *Locusta migratoria migratorioides* R. & F. Il s'agissait d'un îlot de végétation à base de *Vetiveria*, *Panicum* et *Andropogon* ayant échappé

à l'incinération. Il était ceinturé de surfaces dont le couvert végétal avait été incendié et sur lesquelles on notait la présence de nombreuses repousses. L'insecte était d'aspect jeune mais présentait des téguments bien sclérifiés.

Aucun individu n'était ensuite observé jusqu'au 22 mai. Les autres captures, toujours effectuées dans les plaines inondables sur des stations du même type, s'échelonnaient comme il est indiqué au tableau nº 1.

TABLEAU Nº 1 : Répartition des captures en mai et juin 1959

22 mai		1 ♀	8 juin	1 ♂	5 ♀
27		2 ♀	9 —		2 ♀
28 —		1 ♀	10 —		4 ♀
29	1 ♂	2 ♀	19 —		5 ♀
3 juin		2 ♀			

Fin juin, des ailés s'observaient en abondance (jusqu'à deux insectes levés sur un parcours de 100 pas) sur l'ensemble des stations à *Locusta*. Ils gênaient considérablement les observateurs dans les comptages relatifs au Criquet migrateur africain car les femelles des deux espèces ne peuvent pratiquement pas être différenciées au vol. Ils se rencontraient également sur la bande de terrain située entre les plaines et les terres non inondables (étage de transition) où *Locusta* était absent. Ils occupaient en conséquence des associations végétales très diverses allant des stations à *Vetiveria*, *Echinochloa*, *Eragrostis*, situées dans les points bas, aux stations à *Brachiaria*, *Hyparrhenia*, *Schizachyrium*, en bordure des surfaces jamais atteintes par la crue.

Le premier *G. nigericus* observé sur les stations non inondables (jachère sur sol lourd) était récolté le 22 juin soit 2 mois après que la

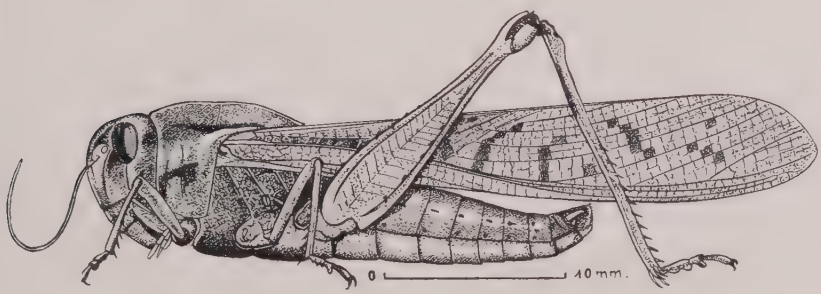


FIG. 1. — *Gastrimargus nigericus* UV. ♂

présence de l'espèce eut été notée dans la région. En juillet, alors que la saison des pluies était bien établie, les insectes y étaient aussi abondants que sur les plaines. Les stations occupées étaient également très diverses. Des ailés se rencontraient dans les jachères, sur sol

lourd comme sur sol sableux, dans les vergers à Karités (*Butyrospermum parkii*) anciennement cultivés, dans les champs de fonio (*Digitaria exilis*), dans les peuplements de *Loudetia togoensis* de grande superficie. Ils étaient rares dans les petites plages de *Loudetia* parsemant les formations broussailleuses colonisant les buttes latéritiques.

Les derniers exemplaires observés dans les plaines étaient récoltés début août alors que les surfaces inondées par les eaux de ruissellement étaient considérables. Sur les terres hautes jamais soumises à l'inondation les derniers ailés étaient capturés en fin de mois. Ils étaient pratiquement introuvables début septembre. Toutefois un exemplaire (femelle) était encore observé le 12 septembre.

L'espèce avait donc été présente dans la région, à l'état imaginal, de mai à août ce qui correspond à la première période signalée par les auteurs précédemment cités.

Maturation sexuelle et ponte.

L'estimation de l'état de maturité des femelles a été basée sur l'examen des ovaires d'après les critères établis par Phipps (1950) pour *Locusta migratoria*. Toutefois, ces critères ont été légèrement modifiés par l'application à l'espèce étudiée en raison de la différence de taille des œufs.

- Stade I : Ovaires petits, ovocytes n° 1 jusqu'à 2 mm de long, de coloration blanche.
- Stade II : Ovocytes n° 1 de 2 à 4 mm, de coloration jaune.
- Stade III : Ovocytes de plus de 4 mm de long.
- Stade IV : Présence de matière spumeuse sur les valves de l'oviscapte et de formations pigmentées à la jonction des ovarioles avec les oviductes.

Toutes les femelles récoltées du 22 mai au 5 juin étaient d'aspect jeune avec les téguments bien sclérifiés. D'après l'examen externe, aucune ne paraissait avoir pondu. Tous les exemplaires capturés durant cette période ont été mis en élevage et en conséquence l'examen des ovaires n'a pu être effectué.

Tableau n° 2 : Répartition des femelles récoltées de début juin à fin août d'après l'état de développement ovocytaire.

Date	Nombre de ♀ disséquées	Stade I	Stade II	Stade III	Stade IV ♀ ayant pondu
8 au 20 juin	16	2	6	7	1 (19 juin)
20 au 30 —	42	14	10	18	0
1 au 10 juillet	9			2	7
21 au 30 —	21	1	1	3	16
Août	6		2		4

Le tableau n° 2 donne la répartition d'après les stades précédemment définis des femelles disséquées de début juin à fin août. On notera particulièrement les points suivants :

— En juin la population était remarquablement homogène. Tous les exemplaires disséqués à cette époque étaient encore des insectes d'aspect jeune en période de maturation sexuelle. Aucun n'avait les téguments non durcis. Le corps adipeux était normalement développé mais sans excès.

— La première femelle ayant pondu était capturée le 19 juin, soit 2 mois après que les premiers ailés eussent fait leur apparition dans la région.

— Ces données correspondent exactement avec les caractéristiques de la population observée en 1952 au Cameroun, dans la vallée du Logone (DESCAMPS, 1953) : « *Fin juin, les ailés étaient nombreux et on rencontrait à côté d'individus immatures, des femelles ayant les ovaires à leur complet développement. A la date du 29 juin, l'une d'elles avait pondu.* »

— En juillet, les femelles avaient, pour la grande majorité, déposé au moins une oothèque. Le maximum des pontes a dû se situer vers la mi-juillet.

— L'espèce se caractérise donc par une durée de vitellogénèse relativement longue. Sur les mêmes stations, *Gastrimargus africanus* et *Locusta migratoria migratorioides* se nourrissant des jeunes repousses de Graminées se développant après le passage des feux parviennent à maturité en pleine saison sèche, et commencent à déposer leurs pontes en avril-mai.

— Quelques femelles n'ayant pas pondu étaient capturées en fin juillet. Deux exemplaires classés, à la dissection, dans le stade II étaient même observés à la date du 24 août. Il s'agissait encore, très vraisemblablement, d'insectes de même génération car le temps écoulé entre les premières pontes (19 juin) et le 24 août est trop court pour avoir permis le développement du cycle : œuf - femelle du stade II.

— La période de ponte s'était étalée, pour le gros de la population, sur une durée de 6 semaines environ en raison de l'apparition échelonnée de jeunes femelles du stade I de mai à fin juin et vraisemblablement au-delà. Elle ne doit pas excéder 15 jours à 3 semaines pour un insecte considéré isolément.

Des pontes avaient été déposées sur des stations de types très divers en raison même de la répartition des insectes ailés. Sans exclure les possibilités de déplacements locaux des ailés depuis les plaines vers les zones non inondables en fin juillet-début août lors de l'inondation par les eaux pluviales, il est certain que de nombreuses oothèques avaient été déposées dans les plaines inondables. En raison de la

longue durée des développements embryonnaire et postembryonnaire d'une part et de la rapidité de submersion des plaines de la région par l'eau de crue d'autre part, les chances de survie des larves issues de ces oothèques paraissent infiniment réduites.

Répartition des insectes selon le sexe et la coloration.

Comme nous l'avons vu précédemment, le premier insecte capturé était mâle. Cependant, le nombre de mâles observés entre le 22 mai et le 19 juin était infime (2 contre 24 femelles). Entre le 24 et le 30 juin, 42 femelles étaient capturées alors qu'aucun mâle n'était observé. Pour toute la période allant de juin à début septembre, le nombre des mâles s'élevait à 43 contre 80 femelles. Ces observations ne peuvent donner qu'une indication imprécise de la proportion des sexes au sein de la population vu la difficulté de capture des mâles en raison de leur petite taille; toutefois les femelles étaient incontestablement bien plus nombreuses que les mâles en particulier au cours du mois de juin.

Il est intéressant de faire le rapprochement entre cette observation et le déséquilibre des sexes fréquemment enregistré dans les populations de *Locusta* à la suite des déplacements saisonniers (Davey, 1959, Descamps, 1961, 1961 *a*). Lorsque les stations, abandonnées depuis plusieurs mois, se repeuplent (en juin-juillet pour les stations non inondables des régions sahéliennes et de novembre à janvier, selon la latitude, pour les stations des plaines inondables) les premiers arrivants sont en majorité des femelles. Les proportions des sexes tendent ensuite à s'équilibrer mais en certains endroits, notamment sur les stations les plus éloignées du lieu d'origine des insectes, la prédominance des femelles se maintient jusqu'à l'apparition des ailés de la génération fille.

La population de *Gastrimargus* observée de juin à fin août ne comprenait qu'un petit nombre d'individus verts : 10 femelles sur 80 soit 12,5 % et 5 mâles sur 43 soit 11,6 %.

Données d'élevage

Accouplement.

Le mâle, mis en présence de la femelle dans un bocal d'élevage, stridule à de nombreuses reprises plus ou moins espacées (jusqu'à 5 minutes), en se tenant à proximité de la femelle. S'accrochant ensuite au fémur gauche de sa compagne, il réalise l'accouplement. Les insectes accouplés font alors entre eux un angle d'environ 45°. La réunion dure de 30 à 45 minutes. Plusieurs accouplements, jusqu'à 4 en 24 heures, ont été observés entre les mêmes sujets.

En élevage et apparemment aussi dans la nature, les insectes sont très peu actifs et se tiennent principalement au sol.

PONTE ET INCUBATION.

Les femelles récoltées dans la nature fin mai et début juin ont été mises en élevage dans des bocaux d'un litre dont le fond était garni de terre humidifiée en vue de recevoir les pontes. La nourriture composée de Graminées diverses récoltées sur les stations était renouvelée à deux reprises au cours de la journée. Aucune ponte n'a été déposée, tous les exemplaires ainsi expérimentés sont morts entre 2 et 10 jours après la récolte.

Des oothèques ont été obtenues à partir de femelles ayant déjà pondu dans la nature, capturées fin juin et traitées de façon identique. Dans aucun cas plus de 2 pontes n'ont été obtenues d'un même insecte. L'intervalle séparant 2 ovipositions consécutives variait de 7 à 8 jours contre 3 jours pour les *Locusta* élevés dans les mêmes conditions.

On peut donc estimer que les femelles de *G. nigericus* peuvent déposer environ 3 oothèques, ce qui correspond bien avec la durée de la période de ponte déterminée d'après les dissections.

Les bocaux contenant les pontes étaient maintenus sous abri à température ambiante (minimum et maximum moyens, 26 et 34 °C). Neuf oothèques ainsi observées ont permis de relever des durées d'incubation variant entre 33 et 43 jours avec une moyenne de 37 jours. Une fois de plus, cette moyenne est de beaucoup supérieure aux valeurs enregistrées à la même époque pour *G. africanus* et *Locusta* (22 et 17 jours respectivement).

DÉVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE.

Trente larves du 1er stade écloses le 10 août ont été élevées isolément en tubes de 80 × 20 mm et nourries de jeunes pousses de *Loudetia togoensis* renouvelées 2 fois par jour. Simultanément, 13 autres exemplaires nourris de la même façon étaient élevés en bocaux d'un demi-litre soumis aux mêmes conditions de température. Les durées moyennes des différents stades sont rassemblées au tableau n° 3; les valeurs extrêmes y sont données entre parenthèses.

TABLEAU N° 3 : Durée du développement postembryonnaire en août-septembre (exprimé en jours).

	FEMELLES		MALES	
	en tubes	en bocaux	en tubes	en bocaux
n =	11	5	13	7
Stade : I.....	10 3/4 (9-15)	14 1/4 (13-16)	10 3/4 (10-11)	15 (13-18)
II.....	11 3/4 (10-13)	10 3/4 (10-12)	11 1/4 (10-16)	9 3/4 (8-11)
III	10 1/2 (6-14)	9 1/2 (8-10)	10 1/2 (8-14)	9 1/2 (8-14)
IV.....	18 3/4 (15-22)	12 1/4 (11-15)	15 1/2 (12-22)	11 1/2 (8-15)
V				16 1/2 (16-17) 2 ex.

n = nombre d'individus.

L'élevage ne présente aucune difficulté jusqu'au 5e stade, mais seulement 3 exemplaires sur 36 sont parvenus au stade VI. Tous les insectes sont morts fin septembre-début octobre, c'est-à-dire à la fin des pluies, à l'époque où l'amplitude des valeurs journalières de l'humidité relative de l'air commençait à s'accentuer dans de fortes proportions.

Malgré cet échec, quelques données intéressantes peuvent être dégagées des observations faites sur les 5 premiers stades.

— Dans les élevages en tubes (sous humidité plus élevée), la durée moyenne des 3 premiers stades est sensiblement voisine quel que soit le sexe : de l'ordre de 10 à 11 jours. La durée du 4e est beaucoup plus longue : 15 jours en moyenne pour les mâles et 19 jours pour les femelles.

— Dans les élevages en bocaux (humidité moins élevée) la durée du stade I est sensiblement accrue : de près du tiers (15 jours environ contre 11). Les stades II et III ne sont que très légèrement raccourcis, mais on note une diminution très sensible (1/4) de la durée du stade IV en particulier chez les femelles.

La même variation : augmentation de la durée du 1er stade et diminution de la durée des derniers a été notée sous humidité élevée chez *G. africanus*. Il semble donc que les valeurs optimales de l'humidité relative varient avec le stade de développement postembryonnaire. Il faut noter qu'en ce qui concerne *G. nigericus*, les larves I apparaissent en août à l'époque la plus humide de l'année et les larves IV en septembre alors que l'humidité relative de l'air diminue de façon très sensible.

Les 17 mâles ayant atteint le stade V ont présenté, quel qu'ait été le mode d'élevage, le retournement des ptérothèques lors de la 4e mue. On peut donc admettre qu'ils passent dans les conditions du mois d'août par 6 stades larvaires. Cependant, Dirsh (1959) ne mentionne pour l'un et l'autre sexe que l'existence de 5 stades larvaires.

— Parmi les 11 femelles ayant atteint le stade V, 2 seulement, une de chaque catégorie d'élevage, ont subi le retournement des ptérothèques à la 4e mue. Chez les 9 autres, le phénomène s'est produit seulement lors de la 5e mue. On peut donc admettre qu'elles passent dans les mêmes conditions par 7 stades larvaires et que chez cette espèce le dimorphisme sexuel très marqué est lié à l'existence d'un stade de plus chez la femelle.

En supposant la durée du 6e stade chez le mâle sensiblement voisine ou légèrement plus longue que celle du 5e, on peut estimer que le développement postembryonnaire s'échelonne sur une période d'environ 80 jours. Ainsi la durée du cycle (œuf-imago) serait de l'ordre de 117 à 120 jours chez le mâle et sensiblement plus longue chez la femelle.

— Dans la nature, la première femelle ayant pondu a été récoltée le 19 juin et la première femelle aux téguments mous de la génération fille le 9 octobre, soit 113 jours plus tard ce qui fait supposer que les données obtenues dans les conditions d'élevage sont quelque peu supérieures aux durées réalisées dans les conditions naturelles.

Les ailés issus de la population de juin-juillet

Il n'a pas été possible de consacrer le temps nécessaire à la recherche des larves. Seuls quelques exemplaires appartenant aux derniers stades ont pu être observés sur les stations non inondables en fin septembre-début octobre.

Les premiers ailés issus de la population de juin-juillet ont fait leur apparition début octobre. Leur nombre augmentait légèrement à partir du 20. Le dernier exemplaire a été observé fin novembre. Aucun signe de maturation des ovocytes n'a pu être détecté à la dissection.

Durant toute cette période les jeunes insectes n'ont jamais été observés qu'à l'état isolé. Ils sont toujours demeurés moins abondants que leurs parents au cours du mois de juin. Contrairement à ce qui s'était produit à cette époque, de jeunes imagos aux téguments mous ont été fréquemment capturés.

Les jeunes ailés ont été observés en particulier dans les peuplements d'*Andropogon pseudapricus* et les jachères en terrain lourd ce qui prouverait une certaine préférence pour ce genre de sols lors de l'oviposition. Cette Graminée n'atteint son plein développement qu'en début octobre. Elle est à l'époque la seule espèce de stations non inondables à présenter une abondante végétation verte. En juillet, lorsque les pontes sont déposées, la surface est occupée par un maigre tapis d'espèces caractéristiques des terrains en friche : *Eragrostis turgida*, *Brachiaria*, *Digitaria*, *Setaria* et quelques touffes éparses de *Cymbopogon*.

Les plaines ayant été totalement submergées fin août hormis l'étage intermédiaire sur lequel la végétation atteint un très fort développement dans une lame d'eau de faible hauteur, un bon nombre de larves ont dû périr du fait de l'inondation. Aucun insecte, larve ou jeune ailé, n'a été observé sur la végétation émergente en bordure des plaines au cours du mois d'octobre.

On peut considérer que la reproduction s'était soldée par un échec. Les causes de destruction précédemment mentionnées ne peuvent rendre compte à elles seules d'une telle diminution des effectifs. Elles n'ont pas joué sur les jachères et les peuplements d'*Andropogon pseudapricus* où les jeunes ailés n'ont cependant été observés

qu'à l'état de rares isolés. Les difficultés rencontrées dans l'élevage des insectes sous les conditions locales permettent d'envisager l'intervention d'une mortalité élevée à l'état larvaire. Les caractéristiques climatiques de l'année n'ayant rien d'exceptionnel, il est possible qu'il en soit ainsi de façon régulière.

Conclusions

Écologie.

Les stations de la vallée du Bani susceptibles d'héberger l'insecte au cours de la saison des pluies sont très diverses; la prédilection de l'espèce pour les plaines inondables en juin-juillet entraîne la destruction ultérieure d'un bon nombre de pontes.

Les exigences de l'insecte du point de vue hygrométrique sont remarquables; le développement larvaire s'effectue au cours de la période la plus humide de l'année.

Cycle biologique.

L'embryogénèse est lente, d'une durée de l'ordre de 40 jours en juillet-août.

Le développement postembryonnaire nécessite plus de 2 mois, ce qui rend compte de l'absence ou de l'extrême rareté des insectes dans la région de fin août à début octobre.

Il existe vraisemblablement 7 stades larvaires chez la plupart des femelles et 6 stades chez les mâles.

La maturation des ovocytes est également lente; les premières pontes ne sont déposées que plus d'un mois après l'apparition de l'espèce dans la région.

Tous ces caractères contribuent à différencier le cycle biologique de *Gastrimargus nigericus* de celui de *Locusta migratoria migratorioides*, espèce appartenant au même groupe systématique et se rencontrant sur les mêmes stations.

Déplacements des ailés.

La présence de l'espèce au cours de la saison des pluies dans le delta central nigérien (1) ne semble pouvoir s'expliquer que par l'existence de déplacements à grande échelle au stade ailé.

Les arguments suivants peuvent être avancés à l'appui de cette interprétation :

(1) Ensemble de la région comprenant les plaines inondables par les eaux du Niger et du Bani entre Ségou et Tombouctou et les surfaces non inondables avoisinantes, notamment l'ancienne vallée du Niger à l'ouest de son cours actuel.

— De 1950 à 1959 l'ensemble du delta central nigérien a été prospecté et aucun individu de l'espèce n'a été observé de décembre à mai. La variété des biotopes visités au cours de cette période laisse supposer qu'il n'existe pas dans toute cette région de refuges susceptibles de permettre le maintien des insectes au cours de la saison sèche.

— Aucun ailé n'a été récolté dans la vallée du Bani de janvier à fin avril 1959. Aucune larve n'a été capturée durant la même période malgré des recherches quotidiennes minutieuses.

— Les ailés observés au début de la saison des pluies étaient apparemment de jeunes insectes mais aucun n'avait les téguments mous.

— Toutes ces observations sont en accord avec celles des auteurs ayant étudié la même espèce (GOLDING, 1948; DESCAMPS, 1953; DAVEY, DESCAMPS & DEMANGE, 1959).

— Les ailés sont introuvables de décembre à avril à l'époque où sont au contraire abondamment représentées dans les îlots de végétation ayant échappé à l'incinération les espèces à diapause sexuelle comme *Nomadacris septemfasciata* SERV., *Heteropternis thoracica* (WALK.), etc.

— Alors que les développements embryonnaire et postembryonnaire s'étalent sur une période de plus de 3 mois, les ailés apparaissent en mai lors des premières pluies. A cette époque, aucune larve des espèces à diapause embryonnaire comme *Hieroglyphus daganensis* KRAUSS, *Kraussaria angulifera* (KRAUSS), etc. n'est encore éclose.

Pour expliquer la présence temporaire de l'espèce dans les régions sahéliennes et soudaniennes, 3 hypothèses peuvent être formulées :

— Les ailés produits en fin de saison des pluies (octobre) sont annuellement détruits ou émigrent vers le sud et se joignent aux populations locales qui se reproduisent alors en seconde génération annuelle (1). Les régions septentrionales sont repeuplées en mai et juin par une partie de leur descendance. Les déplacements dans l'un et l'autre sens sont favorisés par la direction des vents dominants. C'est l'hypothèse la plus vraisemblable.

— L'espèce est monovoltine dans la portion sud de son aire d'habitat. La jeune population émigre en partie et assure ainsi le

(1) Nous avons eu la possibilité d'examiner récemment un lot d'une trentaine de femelles récoltées en fin janvier dans la région de Sérédou (Guinée) par M. PUJOL. Chez la majorité des exemplaires, les valves de l'oviscapte étaient recouvertes d'un dépôt de matière spumeuse permettant de considérer que ces insectes étaient en pleine période de reproduction lors de leur capture.

repeuplement annuel des régions septentrionales. Les ailés produits dans le nord sont annuellement détruits ou émigrent comme précédemment.

Les ailés produits en fin de saison des pluies passent la saison sèche en état de quiescence comme certains autres *Acrididae* (*Aiolopus*) au fond de crevasses ou autres refuges pour reparaître en mai. Cette 3e hypothèse paraît peu vraisemblable. Si tel était le cas cependant, il faudrait encore avoir recours aux déplacements à grande échelle pour expliquer le volume relativement important de la population observée en mai et juin.

Déplacements et grégarisme.

Les déplacements des ailés de *Gastrimargus nigericus* dont l'existence ne semble pouvoir être mise en doute seraient comparables aux déplacements saisonniers des ailés solitaires de *Locusta migratoria migratorioides* dans le cadre de son aire grégarigène sur le Niger (cf. Davey, 1959; Descamps, 1961, 1961 *a*). Les conditions nécessaires à la maturation des ailés de cette espèce ne sont réalisées, sur les stations du delta central nigérien, durant une période continue de plus de 2 mois, que de façon tout à fait exceptionnelle. Ainsi donc les insectes provenant des pontes déposées dans un endroit donné parviennent généralement à l'état imaginal lorsque les conditions de milieu ne sont plus de nature à permettre la réalisation d'un second cycle : œuf-imago. Or, l'espèce n'est adaptée à ces conditions changeantes de milieu par aucune forme de diapause. Elle ne peut donc subsister qu'en raison de sa faculté d'effectuer des déplacements de grande envergure. Elle se trouve ainsi en mesure de se reproduire au cours de 3 périodes annuelles à la faveur des conditions favorables réalisées successivement sur des stations différentes.

Le dynamisme des populations solitaires de *Locusta* conduit inévitablement à faire le rapprochement avec le comportement des insectes de la même espèce appartenant à la phase grégaire. La faculté de déplacement des grégaires est telle qu'il semblerait étonnant qu'elle ne soit en quelque sorte déjà ébauchée chez les solitaires. Il n'existerait ainsi qu'une différence quantitative entre le comportement des insectes de l'une et l'autre phase (cf. Kennedy, 1956).

Les observations rapportées dans la présente note tendent à prouver que le dynamisme des ailés solitaires de *Locusta* ne revêt aucun caractère d'exception en rapport avec le grégarisme de l'espèce. Leurs déplacements saisonniers traduisent un comportement qui serait plus proche de celui d'un autre représentant non grégaire du groupe *Oedipodae* que de celui des insectes grégaires de la même espèce.

SUMMARY

Gastrimargus nigericus UV. only appears in the district of the loop of the Niger in the rainy season (May-October). The insects appear in May, in the winged stage, they breed and their descendants disappear shortly after they have reached the imaginal stage. Far reaching displacements that can be compared to those undertaken by the winged *Locusta migratoria migratorioides* R. & F. of the solitary stage, seem to be the only explanation to this.

Under regional conditions, the biological cycle of *G. nigericus* differs from that of *Locusta* by a maturing period that lasts longer, as well as the periods of embryogenesis and post-embryonary development.

BIBLIOGRAPHIE

DAVEY, J. T. — 1959. The African Migratory Locust (*Locusta migratoria migratorioides* R. & F.) in the Central Niger Delta. Part. II. The Ecology of *Locusta* in the Semi-Arid Lands and seasonal movements of Populations. — *Locusta*, Nogent-sur-Marne, 7, 180 pp.

DAVEY, J. T., M. DESCAMPS & R. DEMANGE. — 1959. Notes on the *Acrididae* of the French Sudan with special reference to the Central Niger Delta. — *Bull. I.F.A.N.*, SER. A, Dakar, **21** (1), 60-122 et (2), 565-600.

DESCAMPS, M. — 1953. Observations relatives au Criquet migrateur africain et à quelques autres espèces d'*Acrididae* du Nord Cameroun. — *Agron. Trop.*, Nogent-sur-Marne, **8**, 567-613.

— 1961. Comportement du Criquet migrateur africain (*Locusta migratoria migratorioides* R. & F.) en 1957 dans la partie septentrionale de son aire de grégarisation sur le Niger (région de Niafunké). — *Locusta*, Nogent-sur-Marne, 8 (*sous presse*).

— 1961 (*a*). Étude du comportement du Criquet migrateur africain (*Locusta migratoria migratorioides* R. & F.) en 1959 dans la partie méridionale de son aire de grégarisation sur le Niger (vallée du Bani). — *En préparation.*

DIRSH, V. M. — 1959. The early stages of *Gastrimargus nigericus* UVAROV 1926 (*Acridoidea, Orthoptera*). — *Locusta*, Nogent-sur-Marne, 6, 65-72.

GOLDING, F. D. — 1948. The *Acrididae* (*Orthoptera*) of Nigeria. — *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, **99**, 517-587.

JOHNSTON, H. B. — 1956. Annotated catalogue of African grasshopers. — *Anti-Locust Research Centre*, London, 833 p.

KENNEDY, J. S. — 1956. Phase transformation in Locust biology. — *Biol. rev.*, Cambridge, **31**, 349-370.

(*Direction des Recherches de l'Organisation Internationale contre le Criquet migrateur africain, Nogent-sur-Marne.*)

LE CENTRE DE DOCUMENTATION DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

15, quai Anatole-France, Paris (7e) — *Téléphone* : SOLférino 93-39 +

Le Centre de Documentation du C. N. R. S. publie mensuellement un « BULLETIN SIGNALETIQUE » en plusieurs fascicules dans lesquels figurent sous la forme de courts extraits classés par matières, tous les travaux scientifiques et techniques publiés dans le monde entier.

Quatre fascicules d'entre eux sont consacrés à la Philosophie et aux Sciences Humaines et paraissent trimestriellement.

Cette revue bibliographique, l'une des plus importantes du monde signale, chaque année, environ 250 000 articles et mémoires. On trouvera au dos de la présente feuille le détail de ces fascicules.

Le Centre de Documentation du C. N. R. S. fournit également la reproduction sur MICRO-FILM ou sur PAPIER des articles analysés dans le « BULLETIN SIGNALETIQUE » ou des articles dont la référence bibliographique précise lui est fournie.

Expérimentateurs, Ingénieurs et Techniciens peuvent ainsi bénéficier, sans quitter leur laboratoire ou leur bureau, d'une documentation abondante et rapide.

TARIF DES ABONNEMENTS AU BULLETIN SIGNALÉTIQUE

ANNÉE 1961

	PRIX *France*	PRIX *Étranger*
FASCICULES MENSUELS		
1. **Mathématiques**	30 NF	35 NF
2. **Astronomie, astrophysique, physique du globe**	40 –	45 –
3. **Physique I.** Généralités. Physique mathématique. Mécanique. Acoustique. Optique. Chaleur. Thermodynamique	50 –	55 –
4. **Physique II.** Électricité	40 –	45 –
5. **Physique nucléaire.** Noyaux. Particules. Énergie atomique	40 –	45 –
6. **Structure de la matière.** Cristallographie. Solides. Fluides. Atomes. Ions. Molécules	40 –	45 –
7. **Chimie I.** Chimie générale. Chimie physique. Chimie minérale. Chimie analytique. Chimie organique	100 –	105 –
8. **Chimie II.** Chimie appliquée. Métallurgie	80 –	85 –
9. **Sciences de l'ingénieur**	60 –	65 –
10. **Sciences de la Terre I.** Minéralogie. Géochimie. Pétrographie.	25 –	30 –
11. **Sciences de la Terre II.** Physique du Globe. Géologie. Paléontologie	40 –	45 –
12. **Biophysique. Biochimie.** Chimie analytique biologique	40 –	45 –
13. **Sciences pharmacologiques. Toxicologie**	40 –	45 –
14. **Microbiologie. Virus. Bactériophages. Immunologie. Génétique**	40 –	45 –
15. **Pathologie générale et expérimentale**	60 –	65 –
16. **Biologie et physiologie animales**	100 –	105 –
17. **Biologie et physiologie végétales**	50 –	55 –
18. **Sciences agricoles. Zootechnie. Phytiatrie et phytopharmacie. Aliments et industries alimentaires**	60 –	65 –
FASCICULES TRIMESTRIELS		
19. **Philosophie. Sciences humaines.** Philosophie. Sciences religieuses. Archéologie et Histoire de l'Art. Psychologie. Pédagogie. Sociologie. Sciences du Langage. Histoire des Sciences et des Techniques	80 –	85 –
20. **Psychologie. Pédagogie** (1)	30 –	35 –
21. **Sociologie et Sciences du Langage** (1)	30 –	35 –
22. **Histoire des Sciences et des Techniques** (1)	20 –	25 –
Abonnement pour les fascicules groupés 1 à 11	250 –	290 –
Abonnement pour les fascicules groupés 12 à 18	250 –	290 –

- Dans ces prix sont compris les index « auteurs » et « matières » correspondant à chacune des rubriques.
- Une réduction de 25 % sera accordée sur le montant des abonnements à 2 fascicules et plus.
- La même remise sera consentie aux abonnés qui désirent plusieurs exemplaires d'un même fascicule.
- Une remise de 50 % sur le tarif des abonnements est accordée aux personnels du C N. R. S. et des Etablissements universitaires français. Pour en bénéficier, les abonnés doivent adresser leur commande directement à nos bureaux. Cependant cette réduction ne peut être cumulée avec la remise de 25 % indiquée ci-dessus.
- Lorsqu'il s'agit d'un abonnement réglé par un laboratoire ou un institut, la commande doit être accompagnée d'un bon de commande de l'établissement.

Paiement au C. C. P. Paris 9131-62 ou par chèque bancaire établi au nom du Centre de Documentation du C. N. R. S., 15, quai Anatole-France, PARIS 7e.

(1) *Les fascicules spécialisés, numérotés* 20-21-22 *sont regroupés dans le fascicule* 19.

ACHEVÉ D'IMPRIMER
SUR LES PRESSES DE
L'IMPRIMERIE NOUVELLE
53, QUAI DE LA SEINE, PARIS
LE 23 FÉVRIER 1962
N° 1008-61

LE FRANÇOIS - PARIS
(C.O.L. 15-02-17)

Le Gérant : G. HANNEBICQUE

Dépôt légal : 1962/1er, N° 151 P.